Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskel-physiologie.

(Aus dem deutschen physiologischen Institute zu Prag.)

Siebzehnte Mittheilung.

Über die elektrische Erregung des Schliessmuskels von Anodonta.

Von Dr. **Wilhelm Biedermann,**

a. ö. Professor der Physiologie und erstem Assistenten am physiologischen Institute der deutschen Universität in Prag.

(Mit 2 Tafeln.)

Auf Grund der ausgezeichneten Arbeit von Engelmann[1] über die elektrische Erregung des Ureter, welche für die feste Begründung des Satzes von der ausschliesslich polaren Wirkung des Stromes in irritablen Gebilden von grösster Bedeutung war, schien die Übereinstimmung in dem Verhalten quergestreifter und glatter Muskeln bei elektrischer Reizung, wenn man von nebensächlichen Umständen, wie etwa der Grösse des Latenzstadiums, der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung etc. absieht, eine nahezu vollkommene zu sein. Insbesondere trat die Thatsache, dass die Erregung bei Schliessung des Stromes nur an der Austrittsstelle, bei Öffnung dagegen nur an der Eintrittsstelle desselben ausgelöst wird, an dem genannten Objecte in überaus klarer Weise hervor. Demungeachtet hätte man vielleicht gerade in dieser Beziehung mit Rücksicht auf den Bau des Ureter ein anderes Resultat erwarten sollen. Handelt es sich doch um ein schlauchförmiges Gebilde, in dessen Wand zahllose glatte Muskelzellen theils längs verlaufend, theils ringförmig angeordnet eingelagert sind, die ihrerseits, wie sich durch Reagentien sicher

---

[1] Pflüger's Arch. III. p. 246.

feststellen lässt, durch eine im frischen Zustande allerdings nicht wahrnehmbare Zwischensubstanz verkittet sind und daher einzelne Zellindividuen darstellen, im physiologischen Sinne vergleichbar den einzelnen quergestreiften Muskelprimitivfasern. Für diese letzteren gilt nun bekanntlich im strengsten Sinne der Satz, dass der elektrische Strom stets die Gesammtheit aller derjenigen Punkte direct erregt, wo er aus der contractilen Substanz aus-, beziehungsweise in dieselbe eintritt. Bei Längsdurchströmung polymerer Muskeln werden demnach stets auch Punkte der interpolaren Strecke, entsprechend der Zahl der sehnigen Inscriptionen, direct erregt. Man sollte nun von vorneherein erwarten, dass glattmuskelige Organe sich in dieser Beziehung ähnlich wie polymere, quergestreifte Muskeln verhalten würden, und dass demnach bei Durchströmung eines Ureterabschnittes die Erregung nicht nur unmittelbar an den Elektroden, sondern in jeder einzelnen Zelle und daher an zahllosen Stellen der interpolaren Strecke gleichzeitig ausgelöst würde, was jedoch nach Engelmann's Beobachtungen nie der Fall ist. Vielmehr verhält sich die Muskelhaut des Ureter physiologisch „wie eine einzige, colossale, hohle Muskelfaser ohne motorische Nerven“ und müsste man demnach annehmen, dass „eine directe Fortpflanzung der Erregung von glatter Muskelzelle auf glatte Muskelzelle“ stattfindet. Bekanntlich vertritt Engelmann die gleiche Anschauung auch bezüglich der aus einzelnen anatomisch gesonderten Zellen aufgebauten Muskelwand des Herzens und stehen die Erscheinungen, welche man bei elektrischer Reizung desselben beobachtet, hiermit in voller Übereinstimmung.

Es schien nicht ohne Interesse, diese Verhältnisse auch an einem glatten Muskel zu studiren, der wegen seines ausgezeichnet regelmässigen, parallelfaserigen Baues eine ganz directe Vergleichung mit dem regelmässigsten der uns zu Gebote stehenden, quergestreiften Muskeln, dem Sartorius des Frosches, gestattet und auch schon vor einer längeren Reihe von Jahren von Fick[1] und Bernstein[2] zu physiologischen Versuchen benützt wurde. Es ist dies der hintere Schliessmuskel der unsere süssen Gewässer

---

[1] Beiträge z. vergl. Physiologie der irritablen Substanzen. 1863.

[2] J. Bernstein. De animalium evertebratorum musculis nonulla. Diss. inaug. Berolini. 1862.

in grosser Menge bevölkernden Anodonta - Arten. Ich hoffte zugleich an diesem Objecte einige Erscheinungen, welche ich vor Kurzem an dem Herzmuskel der Schnecke und des Frosches kennen gelernt hatte,[1] noch eingehender untersuchen zu können. Es hatte sich dort insbesondere herausgestellt, dass sehr wesentliche und auffallende Differenzen in dem Verhalten des Muskels gegenüber dem elektrischen Strome hervortreten, je nachdem jener erschlafft ist oder sich in einem Zustande tonischer Contraction befindet. Nun zeigen gerade die Schliessmuskel unserer Süsswassermollusken schon unter ganz normalen Verhältnissen einen ausserordentlich ausgeprägten „Tonus" und erscheinen daher auch in dieser Beziehung sehr geeignet für die beabsichtigten Versuche. Endlich versprach auch die Untersuchung der secundär-elektromotorischen Erscheinungen, die bisher nur an quergestreiften Muskeln und Nerven vorgenommen wurde und deren Studium durch die neueren Beobachtungen Hering's[2] so sehr erhöhtes Interesse gewonnen hat, gerade mit Rücksicht auf den Bau und die wechselnden physiologischen Zustände des genannten Objectes mancherlei Aufschlüsse.

I.

Die Gestaltveränderungen des Muskels bei elektrischer Reizung.

Fick bediente sich bei seinen Versuchen stets des ganzen hinteren Schliessmuskels, indem er sämmtliche Theile des Thieres mit Ausnahme des Muskels entfernte, den letzteren aber in seiner normalen Verbindung mit den beiden Schalenhälften beliess, von denen jederseits nur so viel entfernt wurde, als zur gehörigen Freilegung des Muskels nöthig war.

Um nun die Gestaltveränderungen desselben besser sichtbar zu machen, wurde entweder nur die Bewegung der einen, noch durch einen Rest des sogenannten Schlossbandes mit der anderen in natürlicher Charnierverbindung stehenden Schalenhälfte auf ein leichtes Hebelwerk übertragen und auf diese Weise

---

[1] Diese Beiträge XIV. Wiener Sitzungsber. LXXXIX. III. Abth. 1884.
[2] Diese Beiträge XII und XIII. W. S. B. LXXXVIII. III. Abth. 1883.

die meist sehr geringfügigen Längenveränderungen der Muskelfasern bedeutend vergrössert dargestellt, oder es wurde das natürliche Gelenk der Muschel durch ein Messingcharnier ersetzt, in welchem Falle dann auch der grösste Theil der beiden Schalen bis auf die Ansatzstellen des hinteren Schliessmuskels und ihre nächste Umgebung entfernt wurde, „so dass die beiden Schalenstücke nicht mehr durch das natürliche Gelenk, sondern einzig und allein durch den Muskel zusammenhängen". Mittelst Schraubenklemmen waren die Schalenstücke an den beiden Charnierhälften unbeweglich befestigt und erfolgte die Übertragung der Bewegung auf das Hebelwerk ganz wie in dem vorigen Falle, indem nur die eine Hälfte des Charniers frei beweglich blieb, während die andere fixirt wurde. Die unpolarisirbaren Reizelektroden wurden dem Muskel stets seitlich angelegt.

Das eben beschriebene Verfahren von Fick erschien für meine Zwecke aus mehrfachen Gründen nicht entsprechend. Zunächst ist es die sehr bedeutende Masse des Muskels, durch welche bei der verhältnissmässig geringen Länge der einzelnen Faserzüge der durch den parallelen Verlauf derselben für die elektrische Reizung gebotene Vortheil zum grossen Theil wieder aufgehoben wird. Wenigstens muss dies für die von Fick gewählte, seitliche Anlagerung der Elektroden behauptet werden, da dann die Vertheilung der Stromfäden nothwendig eine derartige sein wird, dass die Mehrzahl derselben die Fasern in querer und schräger Richtung durchsetzt, wodurch es bei der grossen Dicke und geringen Länge des keilförmigen Muskels bedingt wird, dass Aus- und Eintrittsstellen des Stromes nahezu über die ganze interpolare Strecke vertheilt erscheinen und daher an zahllosen Punkten in der Continuität Gelegenheit zu directer Erregung gegeben ist, auch wenn man von der Zusammensetzung des Muskels aus einzelnen Zellen ganz absieht. Dazu kommt noch, dass Fick in der Regel die Elektroden an zwei gegenüberliegende Flächen des Muskels (vorn und hinten) anlegte, derselbe daher „vorwiegend quer durchströmt wurde". (l. c. p. 63.) Ein weiterer Nachtheil bei Benützung des ganzen Muskels entspringt aus der ungleichen Länge der einzelnen keilförmig angeordneten Faserzüge. Einerseits ist dadurch Gelegenheit zu ungleichmässiger Erregung verschiedener Theile des Muskels

gegeben, indem bei Anlegen der Elektroden an einer und derselben Fläche der ganzen Muskelmasse die obersten Faserschichten wesentlich stärker erregt werden, als die tiefer gelegenen, da die Dichte des Stromes in derselben Richtung abnimmt. Anderseits werden die längsten Faserzüge durch die nach der Schlosskante hin gelegenen kürzeren in ihrer Ausdehnung durch das an dem Hebel angebrachte spannende Gewicht wesentlich behindert und können daher im gegebenen Falle nicht die für die Untersuchung der Contractionserscheinungen günstigste, grösste Länge annehmen, so lange jene erhalten sind.

Endlich ist noch zu bemerken, dass der hintere Schliessmuskel bei unseren Anodonta-Arten aus zwei morphologisch und wohl auch physiologisch verschiedenen Theilen besteht. Es kann keinem Zweifel unterworfen sein, dass die früher für ein „sehniges“ Band gehaltenen, weissen, kurzen Faserbündel ganz ebenso wie die mehr oder weniger gelblich gefärbte Hauptmasse des Muskels aus contractilen Faserzellen gebildet wird. Man hat es daher eigentlich mit zwei Muskeln zu thun, die sich wahrscheinlich auch hinsichtlich ihrer Erregbarkeit und Contractilität unterscheiden.[1]

Ich habe aus den angeführten Gründen bei allen meinen Versuchen nur einen Theil des Muskels benützt und zwar den die längsten Faserzüge umschliessenden, vordersten Abschnitt der gelben Muskelmasse.

Die Herstellung des Präparates ist eine höchst einfache. Nachdem von den hinteren Schalenhälften beiderseits so viel abgebrochen wurde, als zur Freilegung der oberen und vorderen[2] Muskelfläche und zur bequemen Entfernung des Thieres nothwendig ist, werden zunächst sämmtliche Weichtheile (Mantel, Kiemen etc.) durch einen bis zur Schlosskante der Schalen reichenden Querschnitt, dicht unterhalb des hinteren Schliessmuskels durchtrennt und nach Lösung der Insertionen des vorderen Schliessmuskels entfernt. Dabei wird die in reichlicher

---

[1] Vergl. Engelmann. Onderz. Physiol. Lab. Utrecht. Deel. VI. Afl. 2. St. 4 ff.

[2] Bezüglich der Bestimmungen „vorn, hinten, oben, unten“ bemerke ich, dass dieselben für Verticalstellung der Muschel gelten, bei welcher das dem hinteren Schliessmuskel entsprechende Ende nach oben, die Schalenöffnung nach vorn, dem Beschauer zugekehrt erscheint.

Menge, insbesondere aus dem Schwellgewebe des Fusses sich entleerende Flüssigkeit aufgesammelt, um später zur Aufbewahrung und Benetzung des Präparates zu dienen, da halbprocentige Kochsalzlösung hierzu nicht tauglich ist, indem der Muskel seine Erregbarkeit in derselben sehr bald verliert, während er sie in der ersteren tagelang bewahrt. Es bleiben dann noch Reste des Mantels, der Kiemen und Bindegewebe von der Oberfläche des Muskels abzulösen, was sich mit Hilfe einer Pinzette am besten bewerkstelligen lässt. Durch zwei Schnitte, welche parallel der Faserrichtung geführt werden, indem man das Messer zunächst senkrecht zur oberen Fläche und etwa 4 Mm. hinter dem vorderen Rande des Muskels, hierauf in gleicher Entfernung vom Vorderrande senkrecht auf die Vorderfläche einsticht und jedesmal bis auf die beiden Insertionsflächen durchschneidet, wird ein aus annähernd gleich langen, parallelen Faserzügen bestehender, prismatischer Muskelstreif abgetrennt, dessen Länge bei grossen Exemplaren[1] im erschlafften Zustande und bei einer Belastung von etwa 10 Grm. die eines mittelgrossen Froschsartorius erreicht oder sogar übertrifft. Selbstverständlich werden die noch vorhandenen Muskelreste entfernt, so dass der zu den Versuchen dienende Abschnitt vollkommen frei liegt. Um die Gestaltveränderungen desselben graphisch darzustellen, verfuhr ich zunächst in ähnlicher Weise wie Fick, indem ich die eine Schalenhälfte mittels einer Klemme unterhalb der Insertion des Muskels in verticaler Stellung fixirte, die andere aber mittels eines Häkchens und eines um zwei Rollen geschlungenen Fadens, an dessen Ende eine Gewichtschale befestigt war, mit einem Schreibhebel in Verbindung setzte. Man muss in diesem Falle, wie auch Fick bemerkt, vor Beginn des Versuches das Schlossband fast vollständig entfernen, da dasselbe, der Contraction des Muskels entgegenwirkend, selbst ohne weitere Belastung einen zu grossen Widerstand bieten würde, um so mehr als es sich, nicht wie bei Fick's Versuchen um die ganze Muskelmasse, sondern nur um einen kleinen Theil derselben handelt.

Anderseits darf man aber auch nicht das ganze Schlossband entfernen, da sonst bei dem Mangel eines eigentlichen, inneren

---

[1] Ich verfügte über zahlreiche Exemplare von *A. cygnea* von 17 Ctm. Länge.

Zahnschlosses die Schalen auseinanderfallen würden. Es darf daher nur ein kleiner Theil desselben erhalten bleiben, dessen Spannung die freie und leichte Beweglichkeit der mit dem Schreibhebel verbundenen Schalenhälfte möglichst wenig behindert. Hinsichtlich der Beschaffenheit und Anlagerung der Elektroden will ich nur bemerken, dass in allen Fällen unpolarisirbare Pinselelektroden von jener Form, wie sie Prof. Hering in einem dieser Beiträge [1] beschrieb, benützt wurden. Ich legte dieselben von vorne her, beiderseits möglichst nahe der Insertionsstelle des Muskels an, wobei übrigens, um eine Verschiebung der der beweglichen Schalenhälfte entsprechenden Elektrode bei der Contraction auszuschliessen, die Zuleitung des Stromes an dieser Stelle in der Regel durch eine kurze Fadenschlinge erfolgte. Wenngleich aus den oben angeführten Gründen bei directem, seitlichem Anlegen der Elektroden an den Muskel von einer reinen Längsdurchströmung sämmtlicher Faserzüge überhaupt nicht die Rede sein kann, so kommen die erörterten Fehlerquellen doch minder in Betracht, wenn, wie im vorliegenden Falle, der zu durchströmende Muskel eine im Verhältniss zum Querschnitt bedeutende Länge besitzt, und in der That haben Vergleichsversuche, bei welchen der Strom den Faserenden beiderseits indirect, unter Vermittlung der Kalkschalen zugeleitet wurde, zu ganz übereinstimmenden Resultaten geführt, wenn man davon absieht, dass letzterenfalls wegen des nicht unbedeutenden Leitungswiderstandes der Schalen die Stromstärke entsprechend gesteigert werden musste. Demungeachtet habe ich bei allen Versuchen nebst der erstgenannten Art der Reizung auch die reine Längsdurchströmung benützt und zu diesem Behufe die Elektrodenspitzen beiderseits an den den Insertionsflächen des Muskels entsprechenden Stellen der Schalenaussenflächen angelegt. Um hier den Widerstand möglichst zu vermindern, wurden wohl auch (insbesondere an den dickeren Schalen von *A. anatina*) die betreffenden Stellen durch Abfeilen möglichst verdünnt und ausserdem eine partielle Abgleichung des Stromes durch die noch zusammenhängenden Schalenhälften dadurch ausgeschlossen,

---

[1] Wiener akad. Sitzungsberichte. LXXXIX. Bd., III. Abth., Februar-Heft. 1884. p. 138.

dass, wie in den späteren Versuchen von Fick, nur die den Ansatzstellen des Muskelstreifens entsprechenden Schalenstückchen erhalten blieben und isolirt in einem später zu beschreibenden Apparat befestigt wurden, so dass das Präparat nunmehr in ganz derselben Weise behandelt werden konnte, wie ein beiderseits mit Knochenstümpfen versehener M. sartorius.

Um sich über die bei elektrischer Erregung des Muschelmuskels zu beobachtenden Gestaltveränderungen im Allgemeinen zu orientiren, genügt indessen die anfangs beschriebene, einfache Versuchsanordnung vollkommen, und will ich daher zunächst auch nur die diesfalls zu beobachtenden Erscheinungen erörtern.

Hat man ein Präparat in der oben angegebenen Weise hergestellt, so fällt vor Allem auf, dass der Muskel unmittelbar nachher so stark contrahirt ist, dass er nicht nur dem kräftigen Zuge des unversehrten, besonders bei *A. anatina* und kleineren Exemplaren von *A. cygnea* stark entwickelten Schlossbandes Widerstand leistet, sondern ausserdem noch eine, an sich nicht unbedeutende Belastung (20 Grm. und mehr) ohne merkliche Dehnung erträgt. Nach theilweiser Entfernung des elastischen Bandes kann selbstverständlich die Belastung entsprechend verstärkt werden, ohne dass zunächst eine Verlängerung des Muskels erfolgt. Ich fand diesen „tonischen", sich nur ganz allmälig lösenden Contractionszustand bei *A. anatina* im Allgemeinen schwächer entwickelt, als bei *A. cygnea* und hier wieder am stärksten ausgeprägt bei kleinen und mittelgrossen Exemplaren.

Unter diesen Umständen kann natürlich von einer Prüfung der Erregbarkeit durch Beobachtung der Gestaltveränderungen des Muskels unmittelbar nach der Präparation nicht die Rede sein. Um die mechanischen Erfolge der elektrischen Reizung untersuchen zu können, muss man so lange warten, bis die Erschlaffung des Muskels so weit vorgeschritten ist, dass die beiden Schalen bei mässiger Belastung der einen, frei beweglichen Hälfte dauernd klaffen. Dieses Ziel erreicht man wesentlich früher, wenn sofort nach der Präparation ein schmaler Holzkeil zwischen die fest geschlossenen Schalen geschoben und dadurch eine Dehnung des Muskels herbeigeführt wird, die allmälig durch weiteres Vorschieben des Keils verstärkt werden kann. Man kann auch die elastische Kraft des Schlossbandes zu gleichem Zwecke

benützen, indem man dasselbe zunächst unversehrt lässt und erst dann entfernt, wenn die Schalen hinreichend klaffen, was in der Regel schon nach 5—10 Minuten der Fall ist. Um dann die Wiederzusammenziehung des Muskels nach Entfernung des Bandes zu verhindern, wird ein Keil zwischengeschoben und erst nach Belastung der beweglichen Schalenhälfte mit 10—20 Grm. entfernt.

Um nun unter diesen Umständen merkliche Erfolge zu erzielen, bedarf es sehr bedeutender Stromstärken, und es zeigt sich, dass Ströme, durch welche quergestreifte Muskel von selbst sehr viel grösserem Querschnitt in maximale Erregung versetzt würden, an dem frisch präparirten Muschelmuskel keinerlei sichtbare Wirkungen weder bei der Schliessung noch bei der Öffnung hervorbringen. Ich bediente mich anfangs in der Regel einer Batterie von 8—12 mittelgrossen Daniell'schen Elementen, später wendete ich der grösseren Bequemlichkeit wegen fast ausschliesslich eine Stöhrer'sche Tauchbatterie an, wobei Veränderungen der Stromstärke ohne Vermittelung eines Rheochords nur durch Aus- und Einschaltung einer wechselnden Zahl von Elementen bewerkstelligt wurden. Um eine ungefähre Vorstellung von der Stärke der benützten Ströme zu geben, will ich erwähnen, dass meine Tauchelemente nur sehr wenig stärker wirkten als Daniell'sche von gewöhnlicher Grösse.

Die Thatsache, dass der Muschelmuskel erst bei Anwendung relativ sehr starker Ströme reagirt, steht übrigens in Übereinstimmung mit dem Verhalten anderer glatter Muskeln, deren Erregbarkeit ja im Allgemeinen geringer ist als die quergestreifter Fasern. Ein charakteristisches Merkmal des erstgenannten Muskels scheint es jedoch zu sein, dass *der erste sichtbare Reizerfolg stets und ausnahmslos nur bei Öffnung des Stromes eintritt, vorausgesetzt, dass es sich um ein möglichst frisches Präparat mit starkem „Tonus" handelt*. Die Schliessung bleibt in diesem Falle entweder gänzlich wirkungslos oder es erfolgt nur eine, im Vergleiche zur Öffnungscontraction minimale Verkürzung des Muskels (vergl. Taf. I, 1, 2, 4, 7 *a*). Auch wenn man die Intensität eines eben wirksamen Stromes in der Folge sehr bedeutend steigert, beobachtet man keine wesentliche Änderung in dem Verhalten des Muskels, und selbst der volle Strom meiner Stöhrer'schen Batterie

von 24 Elementen bewirkte in der Regel nur eine sehr unbedeutende Schliessungscontraction, während dagegen die Öffnungscontraction dann selbst nach ganz kurzer Schliessungsdauer äusserst kräftig war. Hinsichtlich der letzteren ist zu bemerken, dass, sobald es sich um wirksame Stromstärken handelt, eine Schliessungszeit von 1—2 Secunden in der Regel ausreicht, um eine deutliche Wirkung zu erzielen, dass der Erfolg jedoch im Allgemeinen zunimmt, wenn bei unveränderter Richtung und Stärke des Stromes die Schliessungszeit verlängert wird. Dies gilt jedoch nur bis zu einer gewissen Grenze, über welche hinaus mit wachsender Schliessungsdauer die Grösse der Öffnungscontraction sehr rasch abnimmt, und zwar um so rascher, je grösser die Intensität des angewendeten Stromes ist.

Wiederholt man die Reizungen an einem und demselben Präparate mehrmals hintereinander, so beobachtet man auch bei Anwendung schwächerer Ströme eine sehr rasche Abnahme der Contractionsgrösse, so dass bisweilen schon die dritte oder vierte Reizung erfolglos bleibt, ein Umstand, auf welchen übrigens schon Fick[1] aufmerksam machte, wenngleich nicht gerade mit Rücksicht auf die hier zunächst allein in Betracht kommende Öffnungserregung frisch präparirter Muskeln.

Hinsichtlich des Charakters der unter den erwähnten Versuchsbedingungen zu beobachtenden Gestaltveränderungen des Muschelmuskels ist vor Allem hervorzuheben, dass es sich hier nicht um Öffnungszuckungen handelt, sondern vielmehr um eine mehr oder weniger ausgebreitete Öffnungsdauercontraction, entsprechend der analogen Erscheinung am quergestreiften Muskel, von der sie sich eigentlich nur dadurch unterscheidet, dass sie, einmal entstanden, nur sehr langsam wieder verschwindet. Nicht nach Secunden, sondern nach Minuten bemisst sich hier die Zeit, welche vergeht, ehe bei immer gleich bleibender Belastung der verkürzte Muskel seine anfängliche Länge wieder erreicht. Es ist unter diesen Umständen leicht ersichtlich, dass von einer Vergleichung der Erfolge bei wiederholter Reizung eines und desselben Muskels unter rasch wechselnden Versuchsbedingungen (wie zum Beispiel bei verschiedener

---

1 l. c. p. 47.

Schliessungsdauer oder Intensität des Stromes) nur sehr bedingungsweise die Rede sein kann, indem bei der ungemeinen Langsamkeit der Wiedererschlaffung eigentlich nur der erste Versuch Berücksichtigung verdient, sofern es sich um frische Präparate mit starkem Tonus handelt.

In Folge der sogenannten Volta'schen Alternative tritt bei elektrischer Reizung quergestreifter Muskeln und Nerven eine oft sehr beträchtliche Verstärkung der Schliessungswirkung ein, wenn der Strom vorher längere Zeit in der entgegengesetzten Richtung geschlossen war. Man durfte daher erwarten, wenigstens in diesem Falle eine deutliche Schliessungsreaction zu erzielen. Der Versuch ergibt jedoch ein gegentheiliges Resultat: Zwar tritt die Öffnungswirkung wie früher auf, die Schliessungscontraction bleibt jedoch, wenn überhaupt vorhanden, auch dann minimal, wenn der Strom an dem längere Zeit anodisch gewesenen Muskelende austritt.

Sämmtliche Erfahrungen an normalen Nerven, sowie an quergestreiften und auch glatten Muskeln bestätigen übereinstimmend den Satz, dass im Allgemeinen die Öffnung eines Stromes für irritable Gebilde einen schwächeren Reiz darstellt, als die Schliessung. Um so auffallender muss daher das eben beschriebene Verhalten des Muschelmuskels erscheinen, welcher im möglichst frischen Zustande stets nur bei Öffnung eines genügend starken Stromes reagirt, bei Schliessung desselben aber nicht oder nur spurweise sich verkürzt. Fick scheint diese Thatsache bei seinen Versuchen an dem gleichen Objecte entgangen zu sein. Er fand in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Schliessungserregung begünstigt, während der „besondere“ Zustand, wo der Muskel auf Öffnung eines Stromes mit Zuckung [1] reagirt, „zwar keineswegs selten, aber doch nicht immer“ vorhanden war.[2] Es wurden jedoch auch Fälle beobachtet, wo die Schliessungszuckung fehlte und blos Öffnungszuckung eintrat, und Fick bemerkt hierzu, dass „die verschiedene Erscheinung in verschiedenen Zuständen des Muskels begründet zu sein scheint“,

---

[1] Fick gebraucht stets den Ausdruck „Zuckung“, obschon dies nach dem Gesagten, wenigstens für den Öffnungsreizerfolg frischer Muskel nicht zulässig erscheint.

[2] l. c. p. 50.

ohne jedoch über die Bedingungen etwas Näheres mittheilen zu können. Ich werde im Folgenden zeigen, dass diese Vermuthung Fick's begründet ist, indem das bisher beschriebene Verhalten des Muschelmuskels in der That an einen ganz bestimmten Zustand desselben geknüpft erscheint und dass man diesen Zustand bis zu einem gewissen Grade willkürlich zu beseitigen und wieder herbeizuführen vermag.

Ich habe schon oben erwähnt, dass der Muskel sich unmittelbar nach Herstellung des Präparates im Zustande einer äusserst kräftigen und anhaltenden Contraction befindet, welche nur sehr allmälig nachlässt. Auch zur Zeit, wo die Schalen bereits hinreichend klaffen, um eine erfolgreiche Reizung vornehmen zu können, ist das Bestreben des belasteten Muskels, sich zu verkürzen, noch immer ein sehr bedeutendes, wie schon daraus hervorgeht, dass jeder Verminderung der Belastung sofort eine entsprechende Verkürzung folgt. Selbst nach vielen Stunden lässt sich in der Regel noch das Vorhandensein eines gewissen „Tonus" constatiren. Sobald man die Insertion eines noch lebenden Muskels an der einen Seite löst, contrahirt sich derselbe allmälig um mehr als die Hälfte der Länge, welche er bei ganz geschlossener Schale hatte. Gleichwohl nimmt dieser Tonus, wie schon erwähnt, mit der Zeit mehr und mehr, wenn auch nur langsam ab. Lässt man ein Präparat während mehrerer Stunden bei mittlerer Temperatur in der bei Herstellung desselben gewonnenen Flüssigkeit liegen, so lässt sich diese allmälige Erschlaffung sehr leicht constatiren.

Während es anfangs eines ziemlich bedeutenden Kraftaufwandes bedarf, um die Schalenhälften von einander zu entfernen und eine merkliche Verlängerung des Muskels herbeizuführen, gelingt dies später immer leichter, und nach Verlauf von 3—4 Stunden vermag bisweilen schon eine Belastung von kaum 10 Grm. eine fast maximale Dehnung des Muskels zu bewirken. Daher klaffen auch, wenn bei der Präparation das elastische Schlossband unversehrt bleibt, die anfangs fest geschlossenen Schalen in der Folge immer weiter, indem das Verhältniss zwischen der Spannung des die Schalen öffnenden Bandes und dem Verkürzungsbestreben des Muskels sich immer mehr zu Gunsten der ersteren ändert.

Wiederholt man nun die elektrischen Reizversuche genau in der früher beschriebenen Weise an einem mehr oder minder erschlafften Muskel, so ergeben dieselben ein in mehrfacher Beziehung gänzlich verschiedenes Resultat.

Zunächst wirkt der Strom jetzt ausnahmslos auch bei der Schliessung in sichtbarer Weise erregend, es erfolgt eine Schliessungscontraction, während die Reaction bei der Öffnung entweder ganz fehlt oder nur angedeutet erscheint und sich lediglich durch die Verzögerung der Wiedererschlaffung des Muskels verräth. (Taf. I, 1, 2, 4, 7; Taf. II, 1, 2.)

Man muss in jedem solchen Falle den Reizstrom viel länger geschlossen lassen, als es bei frischen Präparaten nothwendig ist oder dessen Intensität beträchtlich steigern, um hier eine merkliche Öffnungscontraction zu erzielen, deren Curve dann in Folge der langsamen Erschlaffung des gereizten Muskels der Curve der Schliessungscontraction aufgesetzt erscheint. Nicht allzu selten erreicht die Empfindlichkeit derartiger Präparate einen so hohen Grad, dass selbst der Strom von einem oder zwei Daniell'schen Elementen schon genügt, um einen merklichen Schliessungsreizerfolg zu bewirken.

Wenn man von der mehr oder weniger allen glatten Muskeln eigenthümlichen Trägheit der Reaction absieht, so scheint überhaupt, soweit dies das angewendete Versuchsverfahren, das ja lediglich die Contractionserscheinungen berücksichtigt, zu beurtheilen gestattet, das Verhalten des möglichst erschlafften Muschelmuskels bei elektrischer Reizung im Allgemeinen mit dem des quergestreiften Muskels in Übereinstimmung zu stehen. Die wesentlichsten Punkte, hinsichtlich deren eine Differenz besteht oder doch zu bestehen scheint, sollen im Folgenden noch hervorgehoben werden.

Was zunächst Form und Verlauf der Contractionscurve betrifft, so entspricht dieselbe in der Regel auch hier nicht dem Vorgange, den man mit Rücksicht auf den zeitlichen Verlauf der bei Schliessung oder Öffnung eines Stromes eintretenden Zusammenziehung des quergestreiften Muskels als „Zuckung" zu bezeichnen pflegt. Denn, wenn auch im letzteren Falle die Verkürzung im Allgemeinen immer rascher erfolgt als die Wiederverlängerung,

so tritt dies doch nicht nur bei dem frischen, sondern auch bei dem erschlafften Muschelmuskel in einer so viel auffälligeren Weise hervor, dass die Contractionscurve dadurch ein ganz eigenthümliches und charakteristisches Gepräge erhält. Es sind in dieser Beziehung zwei Fälle zu unterscheiden, je nachdem der Reizstrom sofort geöffnet wird, sobald der Muskel das Maximum der Verkürzung erreicht hat oder längere Zeit hindurch geschlossen bleibt.

Ersterenfalls erhält man wenigstens unter gewissen Umständen Curven, die man nach Form und Verlauf als gedehnte Zuckungscurven zu bezeichnen geneigt sein könnte (Taf. II, 1, 2). Dies ist insbesondere dann der Fall, wenn ein von vorneherein gut erregbares Präparat vor der Reizung für kurze Zeit (5—10 Min.) einer höheren Temperatur (etwa 30° C.) ausgesetzt wird, indem man dasselbe in entsprechend erwärmtes Wasser taucht. In Folge der Erwärmung nimmt die Erregbarkeit und insbesondere auch die Raschheit der Reaction des Muskels beträchtlich zu, so dass unter diesen Umständen nicht nur die Verkürzung schneller erfolgt und einen höheren Grad erreicht, sondern auch die Wiederverlängerung eine kürzere Zeit für sich in Anspruch nimmt.

Wiederholt man die Reizungen bei gleicher Stromstärke und Schliessungsdauer mehrmals hintereinander in gleichen Zwischenräumen, so nimmt das Erschlaffungsstadium bei jeder folgenden Verkürzung zu, während die Contractionsgrösse gleichzeitig und zwar ziemlich rasch abnimmt. Man erhält auf diese Weise schliesslich Curven, die nach Form und Verlauf, wenn auch nicht hinsichtlich ihrer Grösse, mit jenen übereinstimmen, welche erschlaffte, aber nicht ermüdete Muskel bei länger d a u e r n d e m Geschlossenbleiben des Stromes gleich von vorneherein liefern. Dieselben sind charakterisirt durch das ausserordentliche, zeitliche Überwiegen des Erschlaffungsstadiums über das Stadium der Verkürzung (Taf. I, 2 *b*). Der Muskel verharrt unter diesen Umständen, selbst wenn der Strom minutenlang geschlossen bleibt, fast ebenso lange im Zustande maximaler Verkürzung und erschlafft auch in der Folge nur ganz allmälig. Es gilt dies übrigens ebensowohl bei Reizung mit schwachen wie mit starken Strömen.

An quergestreiften Muskeln beobachtet man ein ähnliches Verhalten immer nur bei Anwendung übermässig starker Ströme

oder an erschöpften, wenig erregbaren Präparaten, bei welchen sowohl die initiale Schliessungs- wie auch Öffnungszuckung nicht selten ganz fehlt und ausschliesslich Dauerwirkungen auftreten, wobei sich die Contraction von der wirksamen Elektrode her über einen mehr oder minder grossen Abschnitt der interpolaren Strecke ausbreitet.[1]

Wenn ich soeben die Verkürzungsweise des Muschelmuskels bei dauernder Durchströmung als der Schliessungs-, beziehungsweise Öffnungsdauercontraction des quergestreiften Muskels entsprechend bezeichnete, so befinde ich mich hier im Widerspruche mit Fick, welcher nicht beobachtete, „dass der Muskel nach einer Schliessungszuckung länger verkürzt bleibt, wenn man den Strom geschlossen lässt, als wenn man ihn sofort wieder öffnet“.[2] Nun habe ich bereits früher erwähnt, dass von einer „Zuckung“ des Muschelmuskels bei elektrischer Reizung in der Regel überhaupt nicht die Rede sein kann und ich werde dies später noch weiter begründen. Vorläufig genügt es, darauf hinzuweisen, dass die Wiedererschlaffung des gereizten Muskels unverhältnissmässig langsamer erfolgt, wenn der Strom geschlossen bleibt, als wenn man ihn unmittelbar nach Erreichung des Maximums der Verkürzung öffnet. Mit Rücksicht darauf, dass es sich ersterenfalls um eine Contractionsdauer von mehreren Minuten handeln kann, während anderenfalls der Muskel oft schon nach wenigen Secunden seine anfängliche Länge wiedererreicht, dürfte es wohl nicht zu bezweifeln sein, dass der Muschelmuskel, ebenso wie der quergestreifte Froschmuskel, auch durch den in constanter Dichte fliessenden Strom erregt wird. Die gegentheilige Ansicht von Fick erscheint um so auffallender, als er zuerst die Abhängigkeit der Schliessungserregung von der Stromesdauer erkannte und darauf aufmerksam machte, dass, wenn das Entstehen eines Stromes Erregung hervorbringen soll, dieser „während einer gewissen Dauer fliessen müsse“[3] und dass demnach „die Grösse der bei seiner Schliessung (und Öffnung) auftretenden Zuckung nicht allein von der Geschwindigkeit abhängt, mit welcher die

1 Vergl. diese Beiträge III. p. 13.
l. c. p. 41.
l. c. p. 27.

Dichte desselben im reizbaren Gebilde sich ändert, sondern auch von der Zeit, während welcher er dasselbe in constanter Dichtheit durchfliesst". Fick wurde zu den Versuchen, durch welche er die Giltigkeit dieses Satzes für Nerven und quergestreifte Muskeln bewies, durch Beobachtungen am Muschelmuskel angeregt, bei welchem in der That die Abhängigkeit der Schliessungserregung von der Stromesdauer so überaus deutlich hervortritt, dass sie selbst ohne Zuhilfenahme feinerer Hilfsmittel nicht wohl übersehen werden kann.

Kettenströme, die bei einer Schliessungsdauer von etwa drei Secunden eine maximale Contraction des Muskels bedingen, welcher unter den von mir gewählten Versuchsbedingungen nicht selten eine Curve von mehr als 6 Ctm. Höhe entspricht, bewirken oft nur eine sehr geringfügige Verkürzung, wenn die Schliessungsdauer nur etwa eine Viertelsecunde beträgt (Taf. II, 6).

Innerhalb dieser Grenzen fällt dann bei unveränderter Stromstärke die Schliessungscontraction um so stärker aus, je länger der Strom dauert. Es ist nach dem früher Mitgetheilten selbstverständlich, dass man sich bei diesen Versuchen ausschliesslich erschlaffter Muskeln bedienen darf, da nur diese für den Schliessungsreiz genügend empfindlich sind. Jenseits der oberen Grenze, deren absoluter Werth übrigens für verschiedene Präparate sehr verschieden ist, erscheint die weitere Dauer des Stromes nur insoferne von Bedeutung, als hierdurch die Wiedererschlaffung des Muskels in der bereits erörterten Weise beeinflusst wird.

Schon diese Thatsachen allein beweisen unwiderleglich, dass der elektrische Strom nicht nur im Augenblicke des Entstehens (oder Verschwindens) den Erregungsvorgang auslöst, sondern auch während der Dauer seines Fliessens.

Als Beleg für die gegentheilige Annahme, „dass der Muschelmuskel auf den constanten Strom überhaupt nicht mit Verkürzung reagirt" und dass demzufolge die Schliessungsdauercontraction hier gänzlich fehlt, führt Fick unter Anderem auch den Umstand an, dass es ihm gelungen ist, „den Muskel ohne alle Verkürzung in Ströme von ziemlich beträchtlicher Stärke einzuschleichen", vorausgesetzt, dass die Steigerung der Stromstärke eine sehr langsame war und sich über mehrere Minuten ausdehnte. Dass aber unter diesen Umständen, insbesondere an frisch präparirten

Muskeln, keine sichtbaren Erregungserscheinungen auftreten, kann wohl kaum überraschen, wenn man berücksichtigt, dass der Einfluss der immer zunehmenden Ermüdungsveränderungen der Muskelsubstanz am Orte der directen Reizung als Folge der Dauererregung durch den Strom sich in um so höherem Grade geltend machen muss, je langsamer die Intensität des Stromes anwächst. Wirkt ja doch in jedem folgenden Zeitmomente der letztere auf Faserstellen ein, welche bereits während der ganzen vorhergehenden Durchströmungszeit um so mehr modificirt wurden, je länger dieselbe dauerte.

Übrigens lässt sich leicht zeigen, dass, wie zu erwarten war, gerade der Muschelmuskel im erschlafften Zustande für Einschleichen des Stromes in besonders hohem Grade empfindlich ist. Befindet sich ein du Bois'sches Rheochord im Reizkreise und schaltet man so viele Elemente ein, dass dieselben ohne Rheochord voraussichtlich genügt haben würden, um eine starke Schliessungscontraction auszulösen, so beobachtet man stets auch dann eine ganz analoge, der Entstehung einer Schliessungsdauercontraction entsprechende Gestaltveränderung des Muskels, wenn der Rheochordschlitten allmälig und möglichst gleichmässig von der Nullstellung aus vorgeschoben wird. Die Contraction beginnt, wenn der Strom eine gewisse Intensität erreicht hat, worauf die Curve sich um so steiler erhebt, je rascher das Vorschieben des Schlittens erfolgt (Taf. I, 8). Ich habe auf diese Weise in vielen Fällen noch starke Wirkungen erzielt, wenn die Stromesintensität langsam während zwei Minuten gesteigert wurde; allerdings erfordert der Versuch dann sehr empfindliche Präparate.

Die vorstehend mitgetheilten Thatsachen dürften, wie ich glaube, genügen, um die Behauptung zu rechtfertigen, dass es gerade die Erscheinung der Dauercontraction ist, welche sowohl bei Schliessung, wie auch bei Öffnung eines Stromes die am meisten charakteristische Reaction des Muschelmuskels darstellt.

Mit dem oben geschilderten Verhalten des Muschelmuskels bei Reizung mit sehr kurz dauernden Kettenströmen steht die weitere Thatsache in Übereinstimmung, dass einzelne Inductionsströme selbst die alleremfindlichsten Präparate erst bei einer

sehr hohen Intensität zu erregen vermögen, soweit dies wenigstens aus den sichtbaren Gestaltveränderungen sich erschliessen lässt (Taf. I, 10). Frische oder ältere, aber noch in ziemlich hohem Grade tonisch contrahirte Muskeln erweisen sich inducirten Strömen gegenüber überhaupt als gänzlich unempfindlich.

Fick gedenkt bereits der Thatsache, „dass in demselben Stromkreise, der die secundäre Spirale eines gewöhnlichen Schlittenapparates schliesst, ein Froschmuskel in heftigstem Tetanus begriffen sein kann, während der Muschelmuskel keine Spur von Erregung zeigt“ und dass dies auch dann noch der Fall war, wenn die Ströme genügend kräftig waren, um die Muskeln der Hand des Experimentators in Tetanus zu versetzen. Ich kann hinzufügen, dass frisch präparirte Muskeln in jenem Zustande, wo sie nur bei Öffnung eines Kettenstromes reagiren, auch durch die stärksten Wechselströme eines du Bois'schen Schlittenapparates nicht in tetanische Contraction versetzt werden können, dass dies jedoch sehr leicht und schon bei verhältnissmässig geringem Rollenabstande gelingt, wenn man sich zu dem Versuche erschlaffter Muskeln bedient (Taf. I, 6). In günstigen Fällen sah ich dann bereits Tetanus eintreten bei einem Rollenabstand von kaum 7 Ctm. und einem Daniell'schen Elemente im primären Kreise. Selbst einzelne Schliessungs- oder Öffnungsschläge bewirken unter diesen Umständen bisweilen eine deutliche Contraction des Muskels. Der Erfolg des Öffnungsinductionsstromes überwiegt auch hier stets beträchtlich jenen des Schliessungsschlages (Taf. I, 10). Es sei noch bemerkt, dass der Tetanus bei Anwendung gleichgerichteter Öffnungs- oder Schliessungsinductionsströme nicht merklich früher oder stärker eintritt, als mit Wechselströmen.

Mit Berücksichtigung der eigenthümlich trägen Reaction des Muschelmuskels ist es begreiflich, dass man denselben durch wiederholte Schliessungen eines Kettenstromes in stetigen Tetanus zu versetzen vermag, auch wenn die einzelnen Reize sehr langsam aufeinanderfolgen. Unvollkommenen Tetanus beobachtet man unter diesen Umständen schon, wenn die Pausen zwischen je zwei Einzelreizen mehrere Secunden betragen (Taf. I, 3).

Wiederholt man die Schliessung eines an und für sich unwirksamen Stromes mehrmals hintereinander in nicht zu grossen Pausen, so tritt oft ein allmäliges Wirksamwerden der Reize in Folge von Summation ein, wie dies unter anderem auch Engelmann[1] am Ureter sah. Bei Anwendung stärkerer Ströme sieht man unter günstigen Umständen, insbesondere an nicht vollständig erschlafften Muskeln nach Beendigung einer, längere Zeit hindurch fortgesetzten, rhythmischen Reizung eine neuerliche, weitere Verkürzung erfolgen (Taf. I, 5), über deren Natur als Öffnungs-contraction kein Zweifel bestehen kann und deren Entstehung durch Summation an sich unwirksamer Öffnungsreize zu erklären ist, wie dies für das gleiche Object von Fick[2], für den Kaninchenureter von Engelmann nachgewiesen wurde.

Die bisher mitgetheilten Thatsachen rechtfertigen wohl zur Genüge den oben ausgesprochenen Satz, dass der Muschelmuskel im Zustande möglichster Erschlaffung hinsichtlich seines Verhaltens bei elektrischer Reizung in allen wesentlichen Punkten mit dem quergestreiften Stammesmuskel der Wirbelthiere übereinstimmt, wenigstens insolange als lediglich die Gestaltveränderungen als sichtbarer Ausdruck der Erregung berücksichtigt werden. Dabei bleibt allerdings vorerst noch unentschieden, ob die Übereinstimmung auch hinsichtlich des Ortes der directen Erregung eine vollkommene ist, ob diese letztere demnach bei der Schliessung lediglich an der Austrittsstelle, bei der Öffnung dagegen an der Eintrittsstelle des Stromes in den Gesammtmuskel und nicht etwa auch innerhalb der interpolaren Strecke in jeder einzelnen Faserzelle ausgelöst wird. Ehe ich jedoch auf diese Frage näher eingehe, bleibt mir noch übrig, zu zeigen, dass der im Vorstehenden wiederholt hervorgehobene, charakteristische Unterschied in der Reactionsweise des frischen, und des längere Zeit vorher präparirten Muschelmuskels, im Wesentlichen nur durch die wechselnden Zustände der Contraction und Erschlaffung bedingt wird und nicht etwa auf Veränderungen der contractilen Substanz beruht, die als Folgeerscheinungen des beginnenden Absterbens aufzufassen wären.

---

[1] Pflüger's Arch. III, p. 282.

[2] l. c. p. 44 u. p. 50 u. Engelmann l. c. p. 283.

Vor Allem lässt sich leicht zeigen, dass in dem Maasse als der Tonus sich vermindert, auch die anfangs so hervorstechende Neigung des Muschelmuskels zur Öffnungserregung immer schwächer wird, während gleichzeitig die Anspruchsfähigkeit für den Schliessungsreiz sich mehr und mehr entwickelt. Prüft man die Erregbarkeit eines Präparates zu verschiedenen Zeiten nach seiner Herstellung unter möglichst gleichartigen Versuchsbedingungen, so lassen sich die genannten Veränderungen oft so zu sagen schrittweise verfolgen (Taf. I, 7, 4). Dabei ist selbstverständlich möglichst Rücksicht zu nehmen auf Hintanhaltung aller Schädlichkeiten, welche, wie zum Beispiel Wasserverlust durch Austrocknung, die Erregbarkeit des Muskels in anderer Weise zu beeinflussen vermögen. Darauf ist um so mehr zu achten, als die Pausen zwischen je zwei Reizversuchen ziemlich lang sein müssen, um einerseits den Einfluss der Ermüdung möglichst auszuschliessen und andererseits die Wiederverlängerung des Muskels abzuwarten. Da überdies der Tonus nur ganz allmälig nachlässt, so genügt es, etwa alle Viertelstunden die Reaction des Präparates zu prüfen.

Man kann die Erschlaffung des tonisch contrahirten Muskels durch mässige Erwärmung ausserordentlich beschleunigen, ein Verhalten, hinsichtlich dessen dieses Object mit anderen glattmuskeligen Organen übereinstimmt. Die Wärmeerschlaffung lässt sich sehr deutlich erkennen und überdies auch graphisch darstellen, wenn man ein in der früher beschriebenen Weise vorbereitetes Präparat in verticaler Stellung, mit dem Hinterende der Schalen nach abwärts gerichtet, fixirt, indem die eine Schalenhälfte mittels einer verschiebbaren Schraubenklemme befestigt wird, während die andere frei beweglich bleibt und in gleicher Weise wie früher mit einem Schreibhebel verbunden werden kann. Der Muskel kann dann leicht in ein mit entsprechend erwärmtem Wasser gefülltes Gefäss getaucht und behufs Prüfung der Erregbarkeit jedesmal rasch über den Flüssigkeitsspiegel erhoben werden.

Wie schon erwähnt wurde, bedarf es stets längerer Zeit, bevor ein frisch präparirter Muschelmuskel bei einer Belastung von etwa 20 Grm. und gewöhnlicher Zimmertemperatur eine merkliche Dehnung erkennen lässt.

Unter denselben Verhältnissen beginnt dagegen die Erschlaffung fast momentan und erreicht rasch einen verhältnissmässig hohen Grad, wenn man das Präparat in Wasser von etwa 30° C. taucht.

Während aber andere glatte Muskeln sich bei darauffolgender Abkühlung wieder rasch verkürzen (vergl. die Angaben von Grünhagen & Samkowy[1] und meine Beobachtungen am Schneckenherzen[2]), geschieht dies bei dem Muschelmuskel nur ausserordentlich langsam und darf dann insbesondere auch die Belastung keine zu starke sein. Nur in einzelnen Fällen ist es mir gelungen, durch Abkühlung vorher erwärmter Präparate (durch Eintauchen in Eiswasser) binnen Kurzem wieder eine so beträchtliche Verkürzung des Muskels herbeizuführen, dass man dieselbe als den Ausdruck einer nahezu vollständigen Wiederherstellung des anfänglichen Tonus betrachten durfte.

Demungeachtet schien hier die Möglichkeit vorzuliegen, auf diesem Wege der Entscheidung der angeregten Frage nach der Ursache des verschiedenen Verhaltens tonisch contrahirter und erschlaffter Muskeln gegen den elektrischen Strom näher zu treten. Lässt sich zeigen, dass ein Muskel, welcher unmittelbar nach der Präparation das früher geschilderte, charakteristische Verhalten bei elektrischer Reizung darbot, nach kurzdauernder Erwärmung, also im erschlafften Zustande, ausschliesslich oder doch vorwiegend bei Schliessung des Stromes reagirt, während sich das Verhältniss wieder umkehrt und die Öffnungserregung, wie anfangs, in den Vordergrund tritt, sobald durch Kältewirkung eine theilweise Wiederherstellung des Tonus erfolgte, so dürfte die Richtigkeit der ausgesprochenen Vermuthung, dass in erster Linie die stärkere oder schwächere Ausbildung des tonischen Contractionszustandes die Verschiedenheit der Reaction bedingt, kaum zu bezweifeln sein. Ich habe diesen Versuch wiederholt mit ganz überzeugendem Erfolge angestellt, muss jedoch ausdrücklich bemerken, dass, wie es bei der grossen, individuellen Verschiedenheit der einzelnen Präparate kaum anders zu erwarten war, das Resultat nicht jedesmal in gleichem Grade beweisend ausfällt. Insbesondere ist bei der Erwärmung

---

[1] Pflüger's Arch. X.

[2] Diese Beiträge XIV. p. 14.

grosse Vorsicht zu empfehlen, da der Muskel gegen höhere Temperaturgrade sehr empfindlich ist und seine Erregbarkeit leicht gänzlich einbüsst. Keineswegs darf man über 30° C. hinausgehen. Es schien mir überhaupt am zweckmässigsten, die spontane Erschlaffung des Muskels bei gewöhnlicher Zimmertemperatur abzuwarten, und erst dann, wenn bereits starke Schliessungsreizerfolge zu erzielen sind, für kurze Zeit (etwa 10 Minuten) zu erwärmen. Bringt man unmittelbar darauf das Präparat in Eiswasser, so contrahirt sich der unbelastete Muskel in der Regel ziemlich stark, und prüft man dann nach etwa 10—15 Minuten neuerdings die Reaction unter denselben Versuchsbedingungen wie vorher, so zeigt sich die Schliessungserregbarkeit stets auf Kosten der Öffnungserregbarkeit mehr oder minder herabgesetzt und oft ganz aufgehoben. In günstigen Fällen beobachtet man Öffnungscontractionen von gleicher Stärke, wie an dem frischen Muskel und kaum eine Spur von Verkürzung bei Schliessung des Stromes (Taf. I, 1. Taf. II, 3).

Der so auffallend starke „Tonus" des frisch präparirten Muskels scheint zu einem guten Theil die Folge der mit der Herstellung des Präparates nothwendig verbundenen mechanischen Erschütterung zu sein.

Es lässt sich wenigstens leicht zeigen, dass ein durch längere Ruhe bereits erschlaffter Muskel sich, wenn auch nur für eine kürzere Zeit, wieder ziemlich kräftig contrahirt, sobald er durch eine länger fortgesetzte Erschütterung der Schalen mechanisch gereizt wird.

So sieht man regelmässig, dass ein bereits erschlaffter Muskel wieder in einen Zustand anhaltender Contraction geräth, sobald durch allmäliges Abbrechen die beiden Schalenhälften bis auf die nächste Umgebung der Insertionsstellen entfernt werden. Fixirt man ein derartiges Präparat nach vorhergehender Prüfung der Erregbarkeit im frischen und später im erschlafften Zustande mittels eines noch zu beschreibenden Apparates, so findet man vorher wirksame Schliessungsreize in der Regel wieder unwirksam, wie an dem frischen Muskel, während es dagegen oft gelingt, kräftige Öffnungscontractionen unter Umständen auszulösen, unter denen vorher der erschlaffte Muskel bei Öffnung des Reizstromes keinerlei sichtbare Erregungserscheinungen erkennen liess.

Durch die vorstehend mitgetheilten Thatsachen ist jedenfalls so viel sichergestellt, dass die relativ geringe Wirksamkeit des Öffnungsreizes bei älteren Präparaten gegenüber der grossen Empfindlichkeit frischer Muskeln, sowie das gerade gegentheilige Verhalten bezüglich der Schliessungserregung nicht oder doch nicht der Hauptsache nach in einer dauernden Veränderung der Muskelsubstanz begründet sein kann, sondern in irgend einer Weise mit dem Contractionszustand des Muskels ursächlich verknüpft sein dürfte.

Da man voraussetzen darf, dass ein gegebener Reiz bei einem bereits bestehenden starken Erregungszustand schwächer wirkt, als im anderen Falle, so liess sich wohl erwarten, dass die durch Schliessung eines Stromes von bestimmter Stärke auszulösende Verkürzung des Muskels um so geringer sein wird, je stärker die bereits bestehende tonische Contraction desselben ist, wie es der Versuch auch thatsächlich zeigt.

Dagegen muss es um so auffallender erscheinen, dass der an und für sich schwächere Öffnungsreiz gerade dann stärker erregend wirkt, wenn der Tonus kräftiger entwickelt ist. Es würde dies erklärlich sein, wenn etwa unter dem Einflusse des Stromes der tonisch contrahirte Muskel zunächst erschlaffte, wie dies ja in der That an anderen glattmuskeligen Gebilden im Zustande tonischer Zusammenziehung beobachtet wird.[1] Allein gerade an dem in Rede stehenden Objecte lässt sich unter gewöhnlichen Verhältnissen nichts derartiges erkennen. Bei Schliessung selbst sehr viel stärkerer Ströme, als zur Auslösung starker Öffnungscontractionen frisch präparirter Muschelmuskel nothwendig sind, sieht man innerhalb der gewöhnlichen Grenzen der Schliessungsdauer (von 2—5 Secunden) niemals eine irgend erhebliche rasche Verlängerung des Muskels erfolgen, selbst wenn jede Spur von Schliessungscontraction fehlt. Lässt man den Strom noch länger geschlossen, so tritt allerdings eine allmälig zunehmende Erschlaffung ein, dieselbe lässt sich jedoch dann nicht unmittelbar als directe Folge der Durchströmung betrachten, da sie, wenn auch vielleicht später und langsamer doch auch am nicht durchströmten Muskel eingetreten sein würde.

[1] Vergl. meine Beobachtungen am Schneckenherzen. l. c. p. 19.

Fick bemerkt an einer Stelle seiner oft citirten Arbeit, dass der vom Strom durchflossene Muskel sich viel rascher dehnte, als der nicht durchflossene nach Ablauf der Öffnungszuckung; da jedoch, wie ich schon oben zu erwähnen Gelegenheit hatte, die Contraction bei Schliessung wie auch bei Öffnung eines Stromes sehr nachhaltig zu sein pflegt und der Muschelmuskel sich daher letzterenfalls so verhält, wie ein in Öffnungsdauercontraction befindlicher quergestreifter Muskel (Taf. I, 9), der sich ja ebenfalls bei Schliessung des gleichgerichteten Stromes rasch verlängert, so kann diesen Beobachtungen keine Bedeutung rücksichtlich der in Rede stehenden Frage beigemessen werden, ob der elektrische Strom auch einen frischen, tonisch contrahirten und noch nicht durchströmt gewesenen Muskel primär zur Erschlaffung zu bringen vermag. Es ist unmittelbar ersichtlich, dass hier nur dem ersten Versuche strenge Beweiskraft zukommt. Ich glaube mich nun in der That in ganz untrüglicher Weise und in zahlreichen Fällen davon überzeugt zu haben, dass der Tonus während der Schliessungsdauer eines starken Kettenstromes wesentlich rascher sich mindert, als ohne Zuhülfenahme der Durchströmung, wenn ich auch zugeben muss, dass dies nicht in allen Fällen mit gleicher Deutlichkeit hervortritt und bei manchen Präparaten überhaupt nicht merklich wird. Jedenfalls ist die Beweiskraft der diesbezüglichen Versuche keine so unmittelbare, dass der vorstehende Satz schon auf Grund einer einzigen Beobachtung mit Sicherheit aufgestellt werden könnte. Ein sicheres Urtheil lässt sich hier nur auf Grund einer grösseren Reihe von Einzelversuchen gewinnen, da es sich um gradweise und nur selten sehr auffallende Unterschiede handelt.

Wenn man jedoch den zeitlichen Verlauf der spontanen Erschlaffung des in der früher angegebenen Weise präparirten Muschelmuskels[1] bei starker Belastung (etwa 30—40 Grm.) und unter gewöhnlichen Temperaturverhältnissen mehrmals beobachtet hat und die betreffenden Curven, die selbstverständlich nur auf einer ganz langsam oder unterbrochen bewegten Schreib-

---

[1] Am geeignetsten fand ich hier mittelgrosse Exemplare von *A. cygnea* und *anatina*.

fläche dargestellt werden können, mit einander vergleicht, so findet man im Allgemeinen eine ziemlich weitgehende Übereinstimmung hinsichtlich der hier in Betracht kommenden zeitlichen Verhältnisse.

Die Dehnung des Muskels erfolgt, wie schon mehrfach hervorgehoben wurde, nur ganz allmälig und erreicht kaum jemals einen erheblichen Werth vor Ablauf mehrerer Minuten.

Lässt man jedoch gleich anfangs einen starken Strom (etwa 8—12 Daniell) den Muskel in der Längsrichtung durchsetzen, so geht die Dehnung in der Regel merklich beschleunigt vor sich und erfolgt oft so rasch, dass die Curve selbst bei verhältnissmässig rascher Bewegung der Schreibfläche noch ziemlich steil abfällt und gegen die Abscisse convex gekrümmt ist. Bei Öffnung des Stromkreises erfolgt gewöhnlich eine deutliche Verkürzung des Muskels (Öffnungscontraction), die jedoch bemerkenswerther Weise ungeachtet der vorhergehenden langen Schliessungsdauer minder beträchtlich erscheint, als es bei gleicher Stromstärke, aber kürzerer Schliessungsdauer voraussichtlich der Fall gewesen sein würde, unter Umständen wohl auch ganz fehlt. Überhaupt scheint eine derartige anhaltende Durchströmung die Erregbarkeit des Präparates für die Folge dauernd und sehr wesentlich zu beeinträchtigen, indem ein so behandelter Muskel auch nach mehrstündigem Zuwarten niemals auch nur annähernd so stark bei Schliessung oder Öffnung eines Stromes reagirt, wie ein vorher nicht oder nur kurze Zeit durchströmter.

Wenn nach dem eben Mitgetheilten auch kaum bezweifelt werden kann, dass der elektrische Strom während der Dauer seines Fliessens die Erschlaffung des tonisch contrahirten Muschelmuskels befördert, so ist diese Wirkung doch jedenfalls bei weitem weniger augenfällig, wie etwa an dem Herzmuskel der Schnecke, wo die Erschlaffung nach meinen Beobachtungen sich von der Eintrittsstelle des Stromes her wellenförmig und mit verhältnissmässig grosser Geschwindigkeit über den ganzen Ventrikel verbreitet. Unter der Voraussetzung einer „polaren“ Wirkung des Stromes im Muschelmuskel war daran zu denken, ob nicht etwa eine local in der Gegend der Anode eintretende Erschlaffung durch eine gleichzeitige und etwa gleichstarke Contraction auf Seite der Kathode verdeckt und der Wahrnehmung entzogen wird, wenn, wie unter den in Rede stehenden Versuchsbedin-

gungen, die Gestaltveränderung des ganzen Muskels zur graphischen Darstellung gelangt.

Auf diese Weise liessen sich auch die geringen oder gänzlich fehlenden Reizerfolge bei Schliessung selbst sehr starker Kettenströme erklären. Gegen eine derartige Auffassung spricht allerdings schon der Umstand, dass auch bei directer Inspection des frischen Muskels im Augenblick der Reizung sich niemals eine merkliche Erschlaffung in der Umgebung der Anode und ebensowenig eine entsprechende stärkere Contraction an der Kathode erkennen lässt; indessen schien es doch wünschenswerth, dies unter Zuhilfenahme der graphischen Methode festzustellen, wie denn überhaupt die Frage, ob die Erregung des Muschelmuskels durch den elektrischen Strom als eine „polare" Wirkung des letzteren aufzufassen ist oder nicht, durch die bisher erörterten Versuche nicht entschieden wurde. Mein Bestreben war daher zunächst darauf gerichtet, mir hierüber Aufschluss zu verschaffen.

II.

Über den Ort der Erregung bei elektrischer Reizung des Muschelmuskels.

Beschränkt man sich vorerst auf Versuche an gehörig erschlafften Präparaten, welche insbesondere auf den Schliessungsreiz deutlich reagiren, so ist es nicht schwer, sich schon durch die einfache Inspection des gereizten Muskels mit aller nur wünschenswerthen Sicherheit von der Thatsache zu überzeugen, dass weder bei Schliessung des Stromes noch auch bei der Öffnung (falls diese letztere von Erfolg begleitet ist) die ganze interpolare Strecke gleichmässig dauernd contrahirt ist, sondern ersterenfalls vorwiegend die kathodische, anderenfalls die anodische Hälfte desselben.

Man hat es demnach hier zweifellos mit einer ganz analogen Erscheinung zu thun, wie bei dem quergestreiften M. sartorius des Frosches, wo die entsprechende Localisirung der Schliessungs-, beziehungsweise Öffnungsdauercontraction bereits seit lange bekannt ist und immer als wesentliche Stütze für den Satz von der polaren Erregung durch den elektrischen Strom angesehen wurde.

Genaueren Aufschluss über die diesbezüglichen Erscheinungen gibt noch die Anwendung der graphischen Methode bei gesonderter Verzeichnung der Contraction jeder der beiden Muskelhälften, welche mittels des im Folgenden zu beschreibenden einfachen Apparates leicht ausführbar ist.

Wie bei den entsprechenden Versuchen an dem Sartorius kam es darauf an, den Muskel in der Mitte derart zu fixiren, dass die Erregung sich zwar ungehindert durch die ganze interpolare Strecke fortzupflanzen vermag, ohne dass jedoch die directe Übertragung der Contraction der einen Muskelhälfte auf die andere möglich war. Zu dem Ende wurde der bereits in der früher beschriebenen Weise vorbereitete Muskel vollständig isolirt, so dass von den Schalen beiderseits nur noch die nächste Umgebung der Insertionsstellen nebst einem etwa $^3/_4$ Ctm. breiten und $1^1/_2$ Ctm. langen, stielartigen und (die Muschel vertical, mit dem Hinterende nach oben stehend gedacht) nach abwärts gerichteten Fortsatz erhalten blieb, mittels dessen das Präparat in Schraubenklemmen befestigt wurde, die seitlich an den Enden zweier aus Hartgummi bestehenden Arme von 14 Ctm. Länge angebracht sind. Um der natürlichen Winkelstellung der Schalen zu entsprechen, sind die aufrecht stehenden Klemmen derart gegeneinander und gegen die Axe der beiden Arme geneigt, dass die Ebenen der fixirten Schalenstückchen bei Parallelstellung der Arme einen Winkel, ganz so wie unter natürlichen Verhältnissen, mit einander bilden. Jeder der beiden Klemmenträger ist für sich um eine verticale Axe drehbar und beide Drehungsaxen sind in einer Distanz von $4^1/_2$ Ctm. seitlich an einer Messinghülse angebracht, welche letztere an einem verticalen Stabe verschiebbar ist. Die unpolarisirbaren Pinselelektroden wurden wie früher entweder direct an den Muskel oder an die Aussenseite der erhaltenen Schalenreste angelegt. Letzterenfalls waren dieselben an den beiden beweglichen Armen des Apparates selbst befestigt, indem sie vermittels kurzer Stücke Bleirohr, die eine allseitige Verschiebung der in Hülsen steckenden Elektroden gestatteten, an zwei seitlichen Fortsätzen der Arme aufgeschoben werden konnten und daher, einmal angelegt, jeder Bewegung des Muskels folgten. Die Muskelmitte wurde in der Regel mittelst vier kurzer Nadeln oder Igelstacheln auf einem entsprechend grossen Korkstückchen

fixirt, das seinerseits an dem Ende eines etwa 5 Mm. breiten Metallstreifens aufgekittet war, der, in einer Klemme befestigt, an demselben Stativ wie der Muskelträger auf- und ab bewegt werden konnte. Der Streifen war derart doppelt rechtwinkelig gebogen, dass das Korkstückchen dem Muskel von unten her bis eben zur Berührung genähert werden konnte. Zur graphischen Verzeichnung bediente ich mich des Hering'schen Doppelmyographen nach Entfernung des Klemmen- und Elektrodenträgers. Um den Muskel beiderseits entsprechend belasten zu können, sind an der Aussenfläche der die Schalenstückchen fassenden Klemmen Häckchen angebracht, in welchen die die Gewichtschalen tragenden, über Rollen laufenden Fäden befestigt wurden.

Da es mir bei den im Folgenden mitzutheilenden Versuchen zunächst hauptsächlich darauf ankam, an einem und demselben Präparate den Verlauf der Schliessungs- und Öffnungscontraction zu untersuchen, frische Muskel mit beträchtlichem Tonus aber stets nur bei Öffnung eines Stromes deutlich reagiren, so war es nothwendig, vorerst die Erschlaffung des Muskels abzuwarten. Ich fand es am zweckmässigsten, das Präparat sofort in seiner endgiltigen Form herzustellen und in den Schraubenklemmen des eben beschriebenen Apparates zu fixiren. Taucht man dasselbe hierauf in ein Gefäss, welches die bei der Präparation gewonnene wässerige Flüssigkeit enthält, derart, dass der Muskel vollkommen bedeckt wird, so findet man nach Verlauf mehrerer Stunden den anfangs sehr stark contrahirten Muskel mehr oder minder erschlafft und kann nunmehr die Reizversuche unmittelbar beginnen. Es ist selbstverständlich, dass die Fixirung der Muskelmitte erst dann vorgenommen wird, wenn die maximale Dehnung durch die beiderseits angehängten Gewichte erreicht ist.

Beginnt man die Reizung mit den schwächsten, eben nur wirksamen Strömen, so beobachtet man stets nur eine ausschliesslich auf die Kathodenhälfte des Muskels beschränkte Dauercontraction, welche bei stärkerer Reizung an Grösse und Ausdehnung rasch zunimmt, ohne jedoch zunächst über die fixirte Muskelmitte hinüberzugreifen (Taf. II, 4, 5). Dies geschieht erst bei einer verhältnissmässig hohen Stromesintensität, und auch dann ist in der Regel der Unterschied in der Stärke der Zusammenziehung beider Muskelhälften noch ein sehr beträchtlicher. Nur in Ausnahms-

fällen beobachtet man bei Anwendung starker Ströme eine nahezu gleich starke Contraction der kathodischen und anodischen Hälfte.

Aber auch hier tritt ein Unterschied im gleichen Sinne hervor, sobald der Muskel nach Öffnung des Reizstromes allmälig erschlafft, indem sich die Contraction mehr und mehr auf die Umgebung der Kathode zurückzieht und hier am längsten bemerkbar bleibt. Dies lässt sich mit voller Deutlichkeit allerdings nur in solchen Fällen constatiren, wo die Öffnung des Stromes nicht auch ihrerseits als Erregungsursache wirkt und zur Entstehung einer Öffnungscontraction führt, die dann im geraden Gegensatze zur Schliessungscontraction stets zuerst an der Anodenseite bemerkbar wird und erst bei verhältnissmässig hoher Stromstärke und insbesondere nach längerer Schliessungsdauer auf die Kathodenhälfte übergreift. An dieser letzteren macht sich dann die Öffnungscontraction übrigens auch schon aus dem Grunde minder bemerkbar, weil in Folge der bereits wiederholt hervorgehobenen Langsamkeit der Erschlaffung, die Schliessungscontraction zur Zeit der Öffnung des Stromes, in der Regel noch in beträchtlichem Grade vorhanden ist. Die Curve der Öffnungscontraction erscheint daher auf Seite der Kathode der Curve der Schliessungscontraction aufgesetzt und um so weniger ausgeprägt, je höher diese noch zur Zeit der Öffnung des Stromkreises ist (Taf. II, 4, 5).

Vergleicht man die vorstehend geschilderten Befunde mit den Ergebnissen der unter analogen Versuchsbedingungen vorgenommenen elektrischen Reizung des M. sartorius vom Frosche, so tritt sofort ein charakteristischer Unterschied hervor. Während hier bei normalen Erregbarkeitsverhältnissen im Augenblick der Schliessung wie auch bei Öffnung des Stromes (falls diese als Reiz wirkt) eine Contractionswelle sich von der Kathode, beziehungsweise Anode aus mit grosser Geschwindigkeit durch die ganze Länge des Muskels fortpflanzt und zur Entstehung einer zu beiden Seiten der fixirten Mitte annähernd gleich starken Schliessungs- oder *Öffnungszuckung* führt, *sehen wir an dem Muschelmuskel in der Regel nur eine mehr oder minder beschränkte, örtliche Dauercontraction auf-*

treten, ganz entsprechend der Schliessungs- und Öffnungsdauercontraction quergestreifter Muskeln.

Es nähert sich hierdurch der Muschelmuskel dem Verhalten wenig erregbarer, erschöpfter Sartoriuspräparate, welche, wie ich früher schon mittheilte,[1] bei elektrischer Reizung ebenfalls nur mit Dauercontraction reagiren. Doch wäre es gänzlich ungerechtfertigt, wollte man hieraus den Schluss ziehen, dass auch die Erregbarkeit des Muschelmuskels etwa in Folge der vorbereitenden Präparation oder der Zeit, welche zwischen dieser und dem Beginn der Reizversuche liegt, wesentlich beeinträchtigt wurde. Denn ich habe bereits im ersten Abschnitt der vorliegenden Arbeit gezeigt, dass nur unter solchen Verhältnissen der Muskel jenen Grad von Erregbarkeit gewinnt, um überhaupt den Schliessungsreiz zu beantworten. Ich will es dahingestellt sein lassen, ob nicht unter den günstigsten Bedingungen und insbesondere bei höherer Temperatur die von der Kathode oder Anode ausgehende Contraction sich ohne ein durch die graphische Darstellung nachweisbares Decrement über den ganzen Muskel verbreitet; die mitgetheilten Versuche zeigen, dass dies in der Regel nicht der Fall ist. Wollte man demungeachtet von einer Schliessungs-, beziehungsweise Öffnungszuckung des Muschelmuskels sprechen, so wäre dann immer zu berücksichtigen, dass es sich auch im günstigsten Falle doch wohl nur um eine partielle Zuckung handeln dürfte, bedingt durch eine mit mehr oder minder starkem Decrement verlaufende Contractionswelle. Da ausserdem der zeitliche Verlauf der Zusammenziehung, wie auch insbesondere der Wiedererschlaffung fast immer ein sehr träger ist, so dürfte es sich wohl empfehlen, im vorliegenden Falle nicht von einer Schliessungs- oder Öffnungszuckung zu sprechen, sondern einfach den Ausdruck Schliessungs-, beziehungsweise Öffnungscontraction zu gebrauchen.

So sehr nun auch die vorstehend geschilderten Erregungserscheinungen des elektrisch gereizten Muschelmuskels für die Annahme einer rein polaren Wirkung des Stromes sprechen, so können dieselben an und für sich doch ebensowenig als streng beweisend gelten, wie die Thatsache der an der Kathode oder

---

[1] Diese Beiträge III. p. 12.

Anode localisirten Schliessungs- und Öffnungsdauercontraction am quergestreiften Muskel.

Denn hier wie dort bleibt immer noch die Möglichkeit zu erwägen, dass der Strom auf der ganzen durchflossenen Strecke direct erregend wirkt, diese directe Erregung aber in der Gegend der Anode wegen einer von dieser letzteren ausgehenden Depression der Erregbarkeit wirkungslos wird. Um die angeregte Frage zu entscheiden, könnte man zunächst versuchen, den zeitlichen Verlauf der der Voraussetzung zufolge von der Kathode, beziehungsweise Anode ausgehenden Contraction an zwei verschiedenen Stellen der interpolaren Strecke zu bestimmen, in ähnlicher Weise wie dies hinsichtlich der der Schliessungs- und Öffnungszuckung zu Grunde liegenden Contractionswelle geschehen ist. Diesem Versuche stellt sich jedoch einerseits der Umstand hemmend entgegen, dass, wie schon erwähnt wurde, die Schliessungs- wie auch die Öffnungscontraction des Muschelmuskels in der Regel nur eine mehr weniger locale, auf die Umgebung der Aus- oder Eintrittsstellen des Stromes beschränkte Erscheinung darstellt, während anderseits die Trägheit der Zusammenziehung, welche im Verhältniss zur Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung sehr gross zu sein scheint, es auch bei Ausbreitung der Contraction über die fixirte Muskelmitte hinüber unmöglich macht, mittelst der graphischen Methode einen merklichen Unterschied im Beginn der Verkürzung beider Muskelhälften festzustellen.

Denn es ist klar, dass, wenn die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung sehr beträchtlich ist im Vergleich zu der zeitlichen Entwicklung der nachfolgenden Contraction, diese letztere auf allen Punkten der erregten Strecke nahezu gleichzeitig erfolgen wird, auch wenn der Vorgang der Erregung sich von einer bestimmten Stelle aus verbreitete. In dieser Weise glaube ich einige Fälle deuten zu sollen, wo bei Reizung eines in der Mitte fixirten Muschelmuskels durch Schliessung eines starken Stromes sich beide Hälften fast gleich stark contrahirten und demungeachtet bei graphischer Verzeichnung der Gestaltveränderung sich an der erhaltenen Doppelcurve kein merklicher Unterschied im Beginne der Erhebung von der Abscisse wahrnehmen liess, obschon die Geschwindigkeit der Schreibfläche mit Rück-

sicht auf den trägen Verlauf der Contraction sicherlich ausreichend gewesen wäre, um einen solchen hervortreten zu lassen.

Es stellt sich demnach heraus, dass zeitmessende Versuche nach Analogie der am Sartorius des Frosches angestellten eine sichere Entscheidung der in Rede stehenden Frage nach der polaren Wirkung des Stromes im Muschelmuskel nicht gestatten. Der mangelnde Beweis lässt sich jedoch auch hier mit aller Schärfe und in einfachster Weise durch das Verfahren der einseitigen Abtödtung der Muskelenden führen. Ganz wie bei einem monomeren, quergestreiften Muskel löst nämlich ein elektrischer Strom weder Schliessungs- noch Öffnungserregung aus oder wirkt wenigstens viel schwächer erregend, sobald der Aus-, beziehungsweise Eintritt desselben durch eine Schicht abgestorbener, contractiler Substanz erfolgt.

Ein Blick auf die beigegebenen Curvenbeispiele (Taf. II, 1 und 2) beweist dies zur Genüge. Im einen Falle erfolgte die Abtödtung auf mechanischem Wege durch Abquetschen mit einer Pincette, im anderen durch Eintauchen des betreffenden Muskelendes in heisses Wasser. Während aber nach einseitiger Verletzung monomerer Skelettmuskeln die dadurch bewirkte Herabsetzung der Erregbarkeit für Schliessung atterminaler und Öffnung abterminaler Ströme bis zum völligen Absterben des Muskels keine erhebliche Veränderung erkennen lässt, verhält sich dies am Muschelmuskel ganz verschieden, indem der anfangs höchst auffallende Unterschied der Wirkungsweise beider Stromesrichtungen sich allmälig ausgleicht und schliesslich unmerklich wird. Die Zeit, innerhalb deren dies geschieht, schwankt beträchtlich bei verschiedenen Präparaten und scheint von der Erregbarkeit, dem Grade der Erschlaffung, der Temperatur und anderen nicht näher zu präcisirenden Momenten abzuhängen; doch kann man im Allgemeinen sagen, dass nach Verlauf von 2—3 Stunden (vom Momente der Verletzung an gerechnet) sowohl der abterminale wie auch der atterminale Strom wieder in nahezu gleicher Weise erregend wirken. Ich brauche kaum besonders hervorzuheben, dass Anfrischen der Demarcationsfläche denselben Erfolg hat, wie die ursprüngliche Verletzung.

Die Folgerungen, welche aus den eben geschilderten Versuchen zu ziehen sind, werden im Wesentlichen dieselben sein, welche Engelmann[1] seinerzeit auf Grund ganz analoger Versuchsresultate am Herzmuskel des Frosches ableitete. Vor Allem beweist die Thatsache, dass einseitige Verletzung des Muschelmuskels die ursprüngliche Gleichartigkeit der Wirkungsweise beider Stromesrichtungen aufhebt, dass die Erregung hier ganz wie bei einem monomeren quergestreiften Muskel ausschliesslich von dem Orte ausgeht, wo der Strom aus der lebendigen Muskelsubstanz aus-, beziehungsweise in dieselbe eintritt. Sie erfolgt aber nicht an den Grenzen jeder einzelnen Faserzelle, sondern an den Grenzen des Gesammtmuskels, von wo aus sich der Erregungsvorgang und die nachfolgende Contraction mehr oder minder weit durch Leitung von Zelle zu Zelle fortpflanzt. Das Gesetz der polaren Erregung durch den elektrischen Strom gilt daher im strengsten Sinne auch für den aus einzelnen kurzen Spindelzellen zusammengesetzten Muschelmuskel, der sich hierdurch unmittelbar dem Herzmuskel und dem Ureter anreiht. Was die Erklärung der nach der Verletzung folgenden Wiederherstellung der Reizbarkeit betrifft, so dürfte diese Erscheinung wohl in gleicher Weise aufzufassen sein wie bei dem Herzmuskel und verweise ich in dieser Beziehung auf die Auseinandersetzungen Engelmann's.[2]

Es war bisher ausschliesslich von den polaren Contractionserscheinungen die Rede, wie man sie bei elektrischer Reizung möglichst erschlaffter Präparate zu beobachten Gelegenheit hat, und es erübrigt noch kurz, auf die entsprechenden Erscheinungen an frisch präparirten Muskeln mit starkem Tonus einzugehen. Die Schwierigkeiten, welche dem bisher benützten Versuchsverfahren (Fixiren der Muskelmitte und gesonderte Verzeichnung der Gestaltveränderung jeder Hälfte) hier entgegenstehen, sind wesentlich grössere.

Während einerseits eine gewisse Sprödigkeit des Gewebes die sichere Fixirung des tonisch contrahirten Muskels erschwert, wird auch die Deutlichkeit der Curven in Folge der geringeren

---

[1] Pflüger's Arch. Bd. XXVI. p. 110 ff.

[2] l. c. p. 112 ff.

Länge der zeichnenden Muskelabschnitte wesentlich beeinträchtigt. Immerhin lässt sich aber leicht feststellen, dass die unter den bezeichneten Versuchsbedingungen so sehr in den Vordergrund tretende Öffnungscontraction auch hier nur von der Anode ausgeht und demgemäss allein oder doch vorwiegend an der entsprechenden Muskelhälfte hervortritt, während die Schliessungscontraction fehlt oder nur angedeutet erscheint. Ungeachtet vieler darauf verwendeter Mühe wollte es mir jedoch nicht gelingen, eine primäre Erschlaffung der Anodenhälfte bei Schliessung eines starken Stromes zu beobachten, und auch in jenen Fällen, wo der Muskel unter dem Einflusse eines längere Zeit geschlossen gehaltenen Stromes entschieden rascher erschlaffte, vermochte ich mich nicht mit Sicherheit davon zu überzeugen, dass auf Seite der Anode der Tonus rascher oder in höherem Masse schwand als auf Seite der Kathode.

Wenn ich demungeachtet daran festhalte, dass während der Schliessungsdauer des Stromes an der Anode und — wie ich gleich hinzufügen will — nach der Öffnung an der Kathode, ein dem Erregungsvorgang an dieser letzteren antagonistischer Process platzgreift, so waren hiefür nicht sowohl die bei elektrischer Reizung zu beobachtenden Gestaltveränderungen des Muskels bestimmend, als vielmehr die Ergebnisse der Untersuchung der sogenannten secundär-elektromotorischen Erscheinungen, deren Erörterung den Gegenstand des folgenden Abschnittes bildet.

III.

Die secundär elektromotorischen Erscheinungen des elektrisch gereizten Muschelmuskels.

Die Beobachtungen Hering's am quergestreiften Muskel haben unzweifelhaft dargethan, dass die unter Umständen äusserst starken elektromotorischen Wirkungen, welche nach vorhergehender kürzerer oder längerer Durchströmung beobachtet werden, in innigster Beziehung zu den Erregungserscheinungen stehen und dass insbesondere die von du Bois-Reymond als „positiv“ bezeichneten gleichgerichteten Nachströme lediglich als der galvanische Ausdruck der in der Umgebung der Anode localisirten Öffnungsdauercontraction aufzufassen sind, ein Resul-

tat, zu welchem fast gleichzeitig auch Hermann[1] gelangte. Ein weiteres Ergebniss der Untersuchungen Hering's war ferner die Constatirung der wichtigen Thatsache, dass „eine innere Polarisation des Muskels im Sinne du Bois-Reymond's, nicht nachweisbar ist, weder eine positive noch eine negative", indem „der wesentliche Sitz der durch den Reizstrom gesetzten Veränderungen nur diejenigen Stellen der contractilen Substanz sind, an welchen der Strom ein- oder austritt."

Es war nun offenbar von grossem Interesse zu untersuchen, wie sich in dieser Beziehung der aus zahllosen, im Allgemeinen parallel zu einander angeordneten contractilen Spindelzellen zusammengesetzte Muschelmuskel verhalten würde. Der Umstand, dass, wie in den vorhergehenden Abschnitten gezeigt wurde, die Erregungserscheinungen desselben als rein polare Wirkungen des Stromes zu betrachten sind, machte es mit Rücksicht auf den am quergestreiften Muskel bestehenden Zusammenhang zwischen den secundär elektromotorischen Erscheinungen und der Erregung von vorneherein wahrscheinlich, dass sich der Muschelmuskel auch in dieser Beziehung ähnlich dem quergestreiften verhalten würde.

In der That haben nun die nachstehend mitzutheilenden Beobachtungen gezeigt, dass dies ausnahmslos für den möglichst erschlafften Muschelmuskel gilt, indem derselbe nicht nur hinsichtlich der bei elektrischer Reizung zu beobachtenden Gestaltveränderungen, sondern auch bezüglich der unter denselben Verhältnissen auftretenden polarisatorischen Nachströme in allen wesentlichen Punkten mit dem quergestreiften Froschmuskel übereinstimmt, und dass vor Allem die positiv anodische Polarisation auch hier nur als Ausdruck der lange nachwirkenden Öffnungserregung anzusehen ist. Allein es hat sich weiterhin auch herausgestellt, dass, sobald noch ein irgend erheblicher Tonus vorhanden ist, nach der Durchströmung wesentliche und durchgreifende Unterschiede in dem galvanischen Verhalten des Molluskenmuskels und des quergestreiften M. sartorius vom Frosche hervortreten, die vor allem anderen in dem Umstande begründet sind, dass in jenem Falle nicht nur positiv anodische, sondern

---

[1] Pflüger's Arch Bd. Pflüger's Arch. XXXIII. p. 103 ff.

auch positiv kathodische Polarisation als regelmässiger Erfolg beobachtet wird.

Ich werde nun im Folgenden zunächst die secundär elektromotorischen Erscheinungen erschlaffter Muskel mit möglichst geringem Tonus beschreiben und hierauf erst das wesentlich complicirtere Verhalten frischerer Präparate mit stärkerem Tonus erörtern.

Bezüglich der Methode der Untersuchung kann ich auf die bereits erwähnten Arbeiten Hering's verweisen, da meine Versuchsanordnung durchaus mit der dort angewandten übereinstimmte.

In Folge der äusserst geringen Wirkungen sehr kurz dauernder, also insbesondere inducirter Ströme entfiel jedoch die Nothwendigkeit der Benützung des Pendelrheotoms, das bei Versuchen am quergestreiften Muskel kaum zu entbehren ist. Ich bediente mich daher zur Untersuchung der Polarisationsströme ausschliesslich der Pohl'schen Doppelwippe nach du Bois-Reymond, mittels deren abwechselnd der Reizkreis an zwei Stellen unterbrochen und der Bussolkreis an zwei Stellen geschlossen werden konnte. Die Übertragungszeit, das ist die Zeit zwischen Öffnung des Reizkreises und Schliessung des Bussolkreises, lag zwischen 0·026″ und 0·034″, die Schliessungsdauer des polarisirenden Stromes schwankte in den verschiedenen Versuchen zwischen 1 und 10 Secunden.

In den Reizkreis war eine Stöhrer'sche Tauchbatterie nebst Rheochord oder eine entsprechende Zahl Daniell'scher Elemente eingeschaltet.

Die Empfindlichkeit der Wiedemann'schen Spiegelbussole war die gleiche, wie bei den entsprechenden Sartoriusversuchen. (Ein N. ischiadicus vom Frosche ergab vom unteren Querschnitt und einer 1 Ctm. höher gelegenen Stelle eine Ablenkung von 70—80 Skalentheilen.) Der Muskel wurde stets genau in der früher beschriebenen Weise präparirt und beiderseits mit den Schalen in Verbindung gelassen.

Durch einen zwischengeschobenen Keil war jede Gestaltveränderung des gehörig gespannten Muskels verhindert. Die Reizelektroden (unpolarisirbare Pinselelektroden) wurden entweder seitlich von oben her, direct an den Muskel oder an die

den Insertionsstellen entsprechenden Punkte der äusseren Schalenoberfläche angelegt, in welch' letzterem Falle die Stromstärke in Folge des viel grösseren Widerstandes wesentlich gesteigert werden musste, um dieselben Erfolge zu erzielen. Die Bussolelektroden wurden stets direct an den Muskel angelegt.

Ehe ich auf die Besprechung der secundär elektromotorischen Erscheinungen des Muschelmuskels näher eingehe, erübrigt noch, einige Worte über das elektromotorische Verhalten des „ruhenden“ Muskels zu sagen. Fick[1] war meines Wissens der Erste, welcher den „Ruhestrom“ des Schliessmuskels von Anodonta untersuchte. Er fand, wie vorauszusehen war, dass der natürliche und künstliche Längsschnitt sich zum künstlichen Querschnitt positiv verhält, doch schien ihm die elektromotorische Wirksamkeit des Muschelmuskels stets beträchtlich kleiner als die Wirksamkeit des Froschmuskels, eine Thatsache, die ich im Allgemeinen bestätigen kann, wenn sie auch nicht als durchgreifende Regel wird angesehen werden können. So fand ich in vielen Fällen die elektromotorische Kraft des mit einem thermischen Querschnitt versehenen Muschelmuskels nicht unbeträchtlich grösser als die eines Froschsartorius unter möglichst gleichartigen Versuchsbedingungen und bei annähernd gleichen Volumverhältnissen beider Muskeln.

Doch muss bemerkt werden, dass die Stärke des Demarcationsstromes dort sehr wesentlich abhängt von den wechselnden physiologischen Zuständen des Muskels. Engelmann[2] machte bereits darauf aufmerksam, dass der Spannungsunterschied zwischen Längsschnitt und künstlichem Querschnitt der Muskelhaut des Froschmagens unmittelbar nach Herstellung des Präparates oft ganz unerheblich, immer jedoch viel geringer gefunden wird, als in dem Falle, wenn der Querschnitt erst nach mehreren Stunden der Ruhe angelegt wird. Engelmann ist geneigt, dies zum Theil auf den krampfartigen Zustand zu

---

[1] L. c. p. 66 ff.

[2] Pflüger's Arch. Bd. XV. p. 136 f.

beziehen, in welchem die Muscularis oft noch lange Zeit nach der Abtrennung von der Mucosa verharrt.

Auch der Muschelmuskel liefert in der Regel einen schwächeren Demarcationsstrom, wenn man ihn im frischem Zustande bei stark entwickeltem Tonus untersucht, als später bei vorgeschrittener Erschlaffung. Ich möchte daher auch die geringen Wirkungen, welche Fick beobachtete, auf den Umstand zurückführen, dass er den Muskel nach Lösung von seinen Ansatzstellen an den Schalen, also jedenfalls im stark contrahirten Zustande, untersuchte. Sehr bemerkenswerth ist die Thatsache, dass die anfangs sehr bedeutende elektromotorische Wirkung eines mit künstlichem Querschnitt versehenen Muschelmuskels in der Folge rasch an Intensität abnimmt und zu einer Zeit gänzlich erlischt, wo der Muskel noch keineswegs in seiner Totalität abgestorben ist, unter Umständen sogar an Erregbarkeit zugenommen hat. Durch Anfrischen des künstlichen Querschnittes lässt sich denn auch sofort der Strom in seiner ursprünglichen Stärke hervorrufen, um dann allmälig abnehmend wieder Null zu werden und nach abermaligem Anfrischen nochmals hervorzutreten. Da der Muschelmuskel seine Lebenseigenschaften und daher auch die Fähigkeit nach Verletzung elektromotorisch zu wirken, unter günstigen Umständen tagelang bewahrt, so gelingt es leicht, die in Rede stehenden Versuche an einem und demselben Präparate mehrmals nacheinander mit immer gleichem Erfolge anzustellen.

Engelmann[1] beobachtete bekanntlich ein ganz analoges Verhalten zuerst an dem Herzmuskel des Frosches und anderer Wirbelthiere und später auch an glattmuskeligen Organen, insbesondere der Muskelhaut des Froschmagens. Er weist zur Erklärung dieser Thatsachen zunächst auf den mikroskopischen Bau des Herzmuskels hin, der aus einzelnen kurzen Zellen besteht, welche „während des Lebens physiologisch leitend mit einander verbunden, sich doch beim Absterben als durchaus selbstständige Individuen verhalten". „Der durch den Schnitt hervorgerufene Erstarrungsprocess wird somit beim Herzen (und glattmuskeligen Organen) in sehr geringer Entfernung von der Wunde zum Stehen

[1] l. c.

kommen, also aller Wahrscheinlichkeit nach sehr viel früher abgelaufen sein, als bei gewöhnlichen Muskeln, wo er im Allgemeinen eine ausserordentlich viel längere Strecke zu durchlaufen hat, ehe er das Ende der verletzten Fasern erreicht.“ Mit Rücksicht auf Hermann's Theorie des Muskelstromes erklärt sich hieraus unmittelbar nicht nur die relativ rasche Abnahme der Spannungsdifferenz zwischen Längsschnitt und künstlichem Querschnitt, sondern auch die so auffallende Wirkung des Anfrischens. Es dürfte wohl kaum zu bezweifeln sein, dass diese Auffassungsweise auch für das ganz entsprechende Verhalten des Muschelmuskels zutreffend ist. Nur scheint es, dass die elektromotorische Kraft hier im Allgemeinen minder rasch abnimmt, als beim Herzmuskel, denn während Engelmann die Kraft von Herzpräparaten bisweilen im Laufe von $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde auf Null sinken sah, war dies bei meinen Versuchen in der Regel nicht vor Ablauf von 1—2 Stunden der Fall, und oft dauerte es noch länger, ehe der Strom als gänzlich beseitigt angesehen werden konnte. Anderseits kamen jedoch auch wieder Fälle vor, wo schon nach einer halben Stunde nur noch geringe Reste der ursprünglichen Stromkraft vorhanden waren, die jedoch nach Anfrischen des Querschnittes sofort wieder hervortrat. Ich brauche wohl kaum besonders darauf hinzuweisen, dass die bereits erwähnte Wiederherstellung der Erregbarkeit für eine bestimmte Stromesrichtung nach einseitiger Abtödtung des Muschelmuskels in nächster Beziehung steht zu den eben erörterten galvanischen Erscheinungen, obgleich hier ebensowenig wie bei dem Herzmuskel, wo Engelmann auf die entsprechenden Thatsachen aufmerksam gemacht hat, zwischen beiden Arten von Erscheinungen ein strenger Parallelismus besteht, der Art, „dass man sagen könnte, je grösser die manifeste Negativität der Wundfläche, desto geringer die Reizbarkeit für atterminale Schliessung“ (oder abterminale Öffnung).

A.

Die anodische Polarisation.

Um den Polarisationszustand des Muschelmuskels an der Anode, beziehungsweise an der Kathode zu untersuchen, empfiehlt es sich, demselben drei ableitende Elektroden anzulegen, von

denen eine sich in der Mitte befindet, während die beiden anderen jederseits dicht an der Insertionsstelle den Muskel berühren. In nächster Nähe der letzteren befinden sich auch die Reizelektroden, falls dieselben nicht an die Aussenfläche der Schalen angelegt werden. Beginnt man die Untersuchung der in der anodischen Hälfte auftretenden Nachströme bei Reizung mit den schwächsten, eben nur wirksamen Kettenströmen, so beobachtet man bei beliebiger Schliessungsdauer stets nur einen negativen Polarisationsstrom, dessen Stärke im Allgemeinen mit der Dauer der vorangehenden Durchströmung zunimmt. Es gilt dies ebensowohl für frische Präparate mit starkem Tonus, wie auch für ältere, erschlaffte Muskel. Da sich ersterenfalls die Muskelmitte fast ausnahmslos ziemlich stark negativ gegen beide Enden verhält,[1] so äussert sich das relative Positivwerden der Anodengegend hier durch eine entsprechende Zunahme des atterminalen Ruhestromes, falls dieser vor der Reizung gemessen, aber nicht compensirt wurde.

Es lässt sich leicht zeigen, dass die dem beschriebenen Verhalten zu Grunde liegenden Veränderungen des gereizten Muskels ihren Sitz nicht in der ganzen, durchflossenen Strecke, sondern allein oder doch ganz vorwiegend an der Eintrittstelle des Stromes, also in der Gegend der Anode haben.

Legt man nämlich beide Bussolelektroden bei nicht zu grossem Abstande (etwa 8—10 Mm.) in der Continuität des Muskels an, so beobachtet man unter sonst gleichen Verhältnissen entweder gar keine oder doch eine sehr viel schwächere Wirkung als bei Ableitung von der Anode. Ich komme später noch auf die Polarisationserscheinungen der interpolaren Strecke und deren Ursache zurück und begnüge mich, hier zunächst auf die Übereinstimmung hinzuweisen, welche im Allgemeinen hinsichtlich des Verhaltens der negativ anodischen Polarisation zwischen dem monomeren, quergestreiften und dem glatten Muschelmuskel besteht. Ein Umstand, auf den ich bereits oben bei Besprechung

---

[1] Die oft starke Negativität der Muskelmitte in der ersten Zeit nach Herstellung des Präparates scheint hauptsächlich Folge der Ablösung der hier durch besonders straffes Bindegewebe fixirten Nerven zu sein. Sie nimmt in der Folge, wie die Negativität jeder Muskelwunde, mehr oder minder rasch ab und macht bald einem fast völlig stromlosen Zustande Platz.

der Gestaltveränderungen des erregten Schliessmuskels hinwies, dass nämlich zur Auslösung derselben unverhältnissmässig stärkere Ströme nothwendig sind, als bei quergestreiften Muskeln, macht sich jedoch auch bezüglich der Polarisationserscheinungen geltend. Denn während zum Beispiel Hering am Sartorius des Frosches einen geringen negativ anodischen Polarisationsstrom schon nach Reizung mit zwei Daniell'schen Elementen bei einem Rheochordwiderstand von 1 Ctm. und 10 Secunden Schliessungszeit beobachtete, sieht man selbst bei Anwendung des vollen Stromes von zwei Daniell und directem Anlegen der Reizelektroden an den Muschelmuskel kaum jemals mehr als Spuren negativ anodischer Polarisation. Allerdings kommt dabei auch der grössere Querschnitt des letzteren mit in Betracht. Ich konnte daher hier, wie auch bei den im Folgenden noch zu beschreibenden Versuchen von der Anwendung des Rheochords in der Regel ganz absehen und bediente mich gewöhnlich einer Stöhrer'schen Tauchbatterie als Stromquelle, deren Constanz während der kurzen Versuchszeit sich nicht merklich änderte. Mit 4—6 Elementen erhielt ich bei beliebiger Schliessungsdauer fast ausnahmslos nur negative anodische Polarisation, selbst wenn die Reizelektroden direct an den Muskel gelegt werden. Anderenfalls genügten wegen des grossen Widerstandes der Schalen kaum acht Elemente, um gleich starke Wirkungen hervorzubringen. Zur Erläuterung des bisher Mitgetheilten folgen nachstehend einige specielle Versuche. In den Versuchen bedeuten:

SL = Schalenlänge der Muskel, *ML* = Länge des gespannten Muskels, *sc* = Scalentheile, *SZ* = Schliessungszeit. *BS* = Abstand der Bussolelektroden, *RE* = Reizelektroden, *BE* = Bussolelektroden.

1. *A. anatina*. Muskel nach 4 Stunden untersucht. *SL* = 10 Ctm., *ML* = 3 Ctm., *RE* an der Schalenaussenfläche angelegt.

Zahl der Elemente	*SZ*	Anodische Hälfte	Mitte *BS* = 7 Mm.	Kathodische Hälfte
10 Stöhrer	1 Sec.	—15 *sc*		— 5 *sc*
10 „	4 „	—60 „		—10 „
10 „	5 „	—70		—10 „
10 „	5		—5 *sc*	
12	4	—60		—12 „

Bei dem folgenden Versuche war der Muskel durch vier ableitende Elektroden, von denen zwei an den Enden, die beiden anderen in der Continuität angelegt wurden, in drei unter sich gleiche Abschnitte getheilt, die Reizelektroden berührten wieder die Schalenaussenflächen.

2. *A. anatina.* Muskel nach 7 Stunden untersucht. ***SL*** = 10 Ctm., ***ML*** = 3 Ctm., ***BS*** = 10 Mm.

Zahl der Elemente	*SZ*	Anodisches Ende	Mitte	Kathod isches Ende
12 Stöhrer	1 Sec.	—60 *sc*	—2 *sc*	—40 *sc*
12	4	—50+30	—8 „	—90
12	2	—70	—5 „	—40

3. *A. anatina.* Muskel nach 15 Stunden untersucht. ***SL*** = 11 Ctm., ***ML*** = 3·5 Ctm., 3 ***BE*** wie bei Versuch 1, ***BE*** an der Schalenaussenfläche.

Zahl der Elemente	*SZ*	Anodische Hälfte	Mitte *BS* = 9 Mm.	Kathodische Hälfte
8 Stöhrer	1 Sec.	—20 *sc*		—10 *sc*
12	2	—70 „		—30 „
12	2		—5 *sc*	
16	1	—50+3 „		
16	4	—2+130 „		—40 „
16	4		—9 „	
16	2	—20+50		

Bei Durchsicht der vorstehenden Tabellen ergibt sich, dass der oben aufgestellte Satz, demzufolge die negative anodische

Polarisation des Muschelmuskels mit wachsender Stromesintensität und Schliessungsdauer zunimmt, nur bis zu einer gewissen Grenze Geltung hat, indem sich weiterhin bald ein positiver, rasch wachsender Nachstrom hinzugesellt, so dass zunächst doppelsinnige Ausschläge mit abnehmender negativer Phase und schliesslich rein positive Wirkungen erfolgen (wie zum Beispiel annähernd im 7. Reizversuch der Tabelle 3). Diese letzteren hängen sehr wesentlich mit von dem jeweiligen Erregbarkeitszustande des Präparates ab, derart, dass sie um so früher, das ist bei um so geringerer Stromstärke und Schliessungsdauer hervortreten, je erregbarer der Muskel ist. Man beobachtet demgemäss auch die stärksten negativ anodischen Nachströme gerade wie beim quergestreiften Muskel an erschöpften oder doch minder erregbaren Präparaten, bei welchen man starke Reizströme anwenden darf, ohne dass es zu positiv anodischer Polarisation kommt. Vergleicht man die innerhalb der gewöhnlichen Grenzen der Stromstärke und Schliessungsdauer zu beobachtenden grössten Werthe der negativ und positiv anodischen Nachströme, so zeigt sich, dass die ersteren stets weit hinter den letzteren zurückbleiben. Ein weiterer Unterschied ist durch das sehr ungleich rasche Abklingen der den beiden Polarisationen zu Grunde liegenden Veränderungen der Muskelsubstanz bedingt. In dieser Beziehung gilt ausnahmslos die Regel, dass der negative Nachstrom viel rascher schwindet als der positive, indem dieser nicht selten minutenlang fast unverändert sich erhält, während selbst eine starke negativ anodische Polarisation in der Regel während einiger Secunden abklingt, ja man kann sogar sagen, dass dieselbe um so rascher schwindet, je stärker sie ist.

Berücksichtigt man die vorstehend mitgetheilten Eigenschaften der positiv anodischen Polarisation, ihre Abhängigkeit von dem Erregbarkeitszustande des Präparates, von Stärke und Schliessungsdauer des Reizstromes, ihre Localisation an der Anode und die grosse Beständigkeit derselben, so kann es keinem Zweifel unterworfen sein, dass sie, wie beim quergestreiften Muskel, lediglich als Ausdruck der Öffnungserregung, d. i. der Öffnungsdauercontraction, deren übereinstimmendes Verhalten bereits oben erörtert wurde, anzusehen ist.

Für diese Auffassung lassen sich, abgesehen von den bereits hervorgehobenen Momenten, noch folgende Thatsachen geltend machen:

Im ersten Abschnitte der vorliegenden Arbeit wurde gezeigt, dass der frisch untersuchte, noch in beträchtlichem Grade tonisch contrahirte Schliessmuskel sich dem elektrischen Strome gegenüber wesentlich anders verhält, als ein älteres, mehr erschlafftes Präparat, indem letzterenfalls die Schliessungserregung gegenüber der Öffnungserregung in den Vordergrund tritt, während diese andererseits zwar nach einmaliger Reizung des frischen Muskels sehr beträchtlich ist, aber bei Wiederholung des Versuches rasch an Intensität verliert und nicht selten schon bei der zweiten oder dritten Reizung ganz ausbleibt. Hiermit stimmt das Verhalten der positiv anodischen Polarisation durchaus überein. Obwohl sie, wie die vorstehenden Beispiele zeigen, auch an älteren Präparaten mit wenig entwickeltem Tonus und starker Schliessungserregbarkeit unter geeigneten Versuchsbedingungen kaum jemals fehlt, so bedarf man hier doch immer stärkerer Ströme, beziehungsweise einer längeren Schliessungsdauer, um unter sonst gleichen Verhältnissen positive Polarisation zu erzielen, als an frischeren Muskeln mit stärker ausgesprochenem Tonus. Während man jedoch ersterenfalls bei nicht zu rascher Aufeinanderfolge der einzelnen Reizungen (mit gleichgerichtetem Strome) oft hintereinander positive Wirkungen auszulösen vermag, deren Stärke in Folge der Ermüdung nur allmälig abnimmt, gelingt dies um so schwerer, je frischer das Präparat ist, so dass unmittelbar nach Herstellung desselben oft nur nach der ersten Schliessung eines genügend starken Stromes ein starker Anschlag im Sinne positiver Polarisation erfolgt, während jede folgende Reizung lediglich negative Wirkungen bedingt. Es zeigt sich demnach auch hier eine völlige Übereinstimmung zwischen den Erscheinungen der Öffnungserregung und dem Verhalten der positiv anodischen Polarisation. Könnte über den ursächlichen Zusammenhang beider Phänomene hiernach noch ein Zweifel bestehen, so würde derselbe doch beseitigt durch die Constatirung der vollkommen gleichen Folgen einseitiger Abtödtung des Muskels bezüglich der Öffnungscontraction einerseits und der positiv anodischen Polarisation anderseits.

Als Beispiel mögen nachstehende Versuchstabellen dienen. (Die Abkürzungen haben dieselbe Bedeutung wie früher; die in der dritten Columne enthaltenen Pfeile entsprechen der jeweiligen Richtung des Reizstromes.)

4. *A. anatina.* Muskel nach 7 St. untersucht. *SL* = 12 Ctm., *ML* = 4 Ctm., 4 *BE* wie bei Vers. 2 in gleichen Abständen angelegt, *RE* an der Schalenaussenfläche. *BS* = 13 Mm. Der fünfte Reizversuch erfolgt nach Abtödtung des anodischen Muskelendes.

Elemente	*SZ*		Erstes Drittel	Zweites Drittel	Letztes Drittel
14 Stöhrer	4 Sec.	←	—	—	—1+84 *sc*
14	4	←	—	—5+22 *sc*	—
14	4	←	—12 *sc*	—	—
14	4	←	—	—	—2+56
14	4	←	—	—	—20
14	4	←	—	—6	—
14	4	←	—14	—	—
14	4	→	—30+35	—	—
14	4	→	—	—4	—
14	4	→	—	—	—32
14	4	→	—42+21	—	—

5. *A. anatina.* Muskel nach 15 St. untersucht. *SL* = 11 Ctm., *ML* = 3·5 Ctm., 4 *BE* wie im vorigen Vers. *RE* aussen angelegt; der zehnte und die folgenden Reizversuche erfolgen nach Abtödtung des anodischen Endes.

Elemente	*SZ*		Erstes Drittel	Zweites Drittel	Letztes Drittel
14 Stöhrer	1 Sec.	←	—1 *sc* 5	—	—
14	1 „	←	—	—	zögernd +5 *sc*
14	4 „	←	—	—	—5+72
14	4	←	—43	—	—
14	4	←	—	—11 *sc*	—
14	4	←	—	—	—10+43
14	2	←	—	—	—22+25
14	2	←	—	—7	—
14	2	←	—30	—	—
14	3	←	—	—4	—
14	3	←	—	—	—55
14	3	←	—33	—	—
14	3	←	—	—5	—

Es wurde oben darauf hingewiesen, dass der schlagendste Beweis für die Thatsache der ausschliesslich polaren Erregung des Muschelmuskels durch den elektrischen Strom in dem Umstande gegeben ist, dass sowohl die Schliessungs- wie auch die Öffnungscontraction ausbleibt oder doch wesentlich vermindert erscheint, sobald der Muskel einseitig abgetödtet wird und der Strom an dem betreffenden Ende aus- oder eintritt. Die beiden vorstehenden Versuche zeigen nun übereinstimmend, dass durch einen derartigen Eingriff nicht nur die Öffnungscontraction unterdrückt, sondern auch die Entwicklung des positiv anodischen Nachstromes verhindert wird, woraus sich mit Berücksichtigung der früher erwähnten Thatsachen unmittelbar der Schluss ergibt, dass in der That die Öffnungserregung und die positiv anodische Polarisation in directem ursächlichem Verhältnisse zu einander stehen, derart, dass die letztere lediglich als der galvanische Ausdruck der ersteren anzusehen ist.

Unter diesen Umständen ist nun leicht ersichtlich, dass bei Reizung des beiderseits unversehrten Schliessmuskels mit sehr starken Kettenströmen und insbesondere nach längerer Schliessungsdauer derselben starke positive Nachströme nicht nur an dem anodischen Ende, sondern auch innerhalb der interpolaren Strecke, ja unter Umständen sogar an dem kathodischen Ende auftreten können, sobald nämlich die Öffnungsdauercontraction so mächtig geworden ist, dass sie selbst über die Mitte des Muskels hinüber greift. Von der Eintrittsstelle des Stromes ausgehend müssen sich dann die aufeinanderfolgenden Querschnitte des Muskels in abnehmendem Masse negativ, die dem kathodischen Ende näher gelegenen daher relativ positiv zu allen übrigen verhalten. Da die Contractionserscheinungen ausserdem nur sehr allmälig nachlassen, so erklärt sich aus diesem Verhalten zur Genüge die unter den genannten Umständen nicht selten sehr starke und anhaltende positive Polarisation fast der ganzen durchflossenen Muskelstrecke.

Durch einseitige Abtödtung des Muskels lässt sich gerade in solchen Fällen in überzeugendster Weise darthun, dass es sich auch hier nicht sowohl um eine „innere Polarisation" im Sinne du Bois-Reymond's, sondern lediglich um eine von den anodischen Stellen der Muskelsubstanz in die interpolare Strecke

hinein fortgepflanzte Veränderung handelt. Ich gebe im Folgenden ein Beispiel für dieses Verhalten:

6. *A. cygnea*. Muskel nach 15 St. untersucht. *SL* = 14 Ctm., *ML* = 4 Ctm., 4 *BE* wie in Vers. 5. *BS* = 13 Mm., *RE* aussen angelegt. Der vierte und die folgenden Reizversuche erfolgen nach Abtödtung des anodischen Endes.

Elemente	*SZ*	Erstes Drittel (anodisch)	Zweites Drittel	Letztes Drittel (kathodisch)	Bemerkungen
20 Stöhrer	1 Sec.			—10+32 *sc*	
20	1		+86 *sc*		
20	1	—15+72 *sc*			
20	2			—12	
20	2		—6		
20	2	—25			
20	2			—15+28	nach 4stündiger Ruhe des Muskels
20	2		+74		
20	2	—30+64			
20	2		—10		nach abermaliger Abtödtung des anodischen Endes
20	2 „	—35			
20	2			—22	

Die vorstehende Versuchsreihe ist auch noch in anderer Beziehung von Interesse. Sie liefert nämlich in neuer Form eine weitere Bestätigung für die früher bereits erörterte Thatsache, dass die in Folge einer Verletzung (für eine bestimmte Stromesrichtung) gesunkene Erregbarkeit in der Folge wieder allmälig ansteigt, um nach Anfrischen des künstlichen Querschnittes abermals abzusinken u. s. w. Es ist hierdurch zugleich auch ein neuer Beweis für den Zusammenhang zwischen der Öffnungserregung und dem positiv anodischen Nachstrom geliefert.

Wesentlich verschieden verhält sich in dieser Beziehung der monomere quergestreifte Muskel. Hier kehrt nach einseitiger Verletzung weder die Erregbarkeit für Öffnung abterminaler Ströme, noch auch die positiv anodische Polarisation zurück. Ana-

loge Differenzen scheinen bei beiden Objecten auch hinsichtlich des Verhaltens der negativ anodischen Polarisation nach einseitiger Abtödtung zu bestehen. Denn während dieselbe nach Hering's Beobachtungen an dem verletzten M. sartorius dauernd gering bleibt, findet man unter entsprechenden Versuchsbedingungen den negativ anodischen Nachstrom bei dem Muschelmuskel unmittelbar nach der Verletzung zwar stets geschwächt, später aber in stetiger und zwar ziemlich rascher Zunahme begriffen, wenn man in entsprechenden Pausen wiederholt mit gleichgerichtetem Strome bei unveränderter Stärke und Schliessungsdauer reizt. Besonders instructiv sind in dieser Beziehung Versuche an Präparaten, die, wenig erregbar, auch im unverletzten Zustande und bei Reizung mit stärkeren Strömen keine positiv anodische Polarisation, sondern nur mehr oder minder starke negative Nachströme liefern. Hier sieht man unmittelbar nach Abtödtung des anodischen Muskelendes oft nur geringe negative Wirkungen in Folge einer Reizung mit abterminal gerichtetem Strom, während unter ganz gleichen Umständen vorher sowohl, wie auch einige Zeit nach der Verletzung starke negative Nachströme beobachtet werden. So erhielt ich in einem Falle vom unversehrten Muskel eine negativ anodische Polarisation im Betrage von — 135 *sc*, hierauf bei gleicher Reizung nach Abtödtung des betreffenden Muskelendes einen gleichsinnigen Ausschlag von —23 *sc*, der jedoch nach einer Stunde wieder —91 *sc* betrug. Kommt es jedoch nach Öffnung des polarisirenden Stromes zur Erregung des Muskels und besteht demzufolge positiv anodische Polarisation oder treten doppelsinnige Wirkungen (positiver Ausschlag mit negativem Vorschlag) auf, so hat die Abtödtung des anodischen Endes, falls hierdurch die positiven Wirkungen gänzlich beseitigt erscheinen, fast immer das Hervortreten, beziehungsweise die Zunahme eines negativen Nachstromes zur Folge, der in der Regel um so beträchtlicher ausfällt, je später nach der Verletzung man untersucht.

Ich habe soeben angedeutet, dass die positiv anodische Polarisation nicht in allen Fällen durch die einseitige Abtödtung des Muskels gänzlich aufgehoben wird; dies kann jedoch nicht Wunder nehmen, wenn man berücksichtigt, dass ganz das Gleiche ja auch bezüglich der sichtbaren Folgen der Öffnungserregung

gilt, und in der That habe ich mich durch besondere Versuche mehrfach davon überzeugt, dass immer, wenn sofort nach Abtödtung des anodischen Muskelendes noch ein beträchtlicher positiver Nachstrom auftrat, auch die Öffnungscontraction bei gleicher Reizung nicht fehlte. Es hängt dies zum Theil mit von der Art der Abtödtung ab, und wollte es mir scheinen, als sei im Allgemeinen die Wirkung der Wärme minder sicher und vollkommen, als die mechanische Verletzung, besonders wenn man dieselbe mit der Anwendung eines Ätzmittels combinirt. Es hat diese Methode allerdings den Übelstand, dass hierdurch das betreffende Muskelende nicht unwesentlich deformirt wird, wodurch wieder die Dichte des Stromes verändert wird, indessen lässt sich dieser Fehler leicht corrigiren durch Auflegen feuchter Fliesspapierstückchen, wobei nur darauf zu achten ist, dass dem Strome nicht Gelegenheit geboten wird, an normalen Stellen der Muskeloberfläche einzutreten. Die Anwendung der Hitze zum Abtödten (durch Eintauchen des bereits gespannten Muskels in fast zum Sieden erwärmtes Wasser in einer Ausdehnung von 4—5 Mm.) hat übrigens auch den Übelstand, dass dabei die ganze übrige Muskelstrecke kaum genügend vor dem Einfluss der aufsteigenden warmen Dämpfe geschützt werden kann und dass sich ausserdem bei zu hoher Temperatur des Wassers die Insertion des Muskels an der betreffenden Schalenhälfte leicht ablöst, wodurch das Präparat natürlich unbrauchbar wird. Ich habe es daher später gewöhnlich vorgezogen, den Muskel zunächst mittelst einer Pincette mit etwa 4 Mm. breiten Branchen dicht an der betreffenden Schalenhälfte abzuquetschen und hierauf die Quetschung noch einmal zu wiederholen, nachdem die Branchen der Pincette mit concentrirter Carbolsäure benetzt wurden. Dabei nehmen alle mit der Säure in Berührung gekommenen Muskeltheile sofort eine weisslich opake Färbung an. Um ein überflüssiges Weitergreifen der Säurewirkung zu verhindern, spült man sodann den Muskel eine Zeit lang mit einem raschen Strome von Flusswasser ab. Im frischen Zustande, bei noch stark ausgeprägtem Tonus, besitzt das Gewebe des Muskels eine gewisse Zerreisslichkeit, so dass die Abquetschung oft eine völlige Continuitätstrennung bewirkt. In solchen Fällen habe ich daher gewöhnlich eine mässige Erwärmung des betreffenden Muskel-

endes vorausgeschickt, um eine locale Erschlaffung zu bewirken und dann erst die Abquetschung vorgenommen.

B.

Die kathodische Polarisation.

Während, wie eben gezeigt wurde, hinsichtlich der anodischen Polarisation des Muschelmuskels eine ziemlich weitgehende Übereinstimmung mit den entsprechenden Erscheinungen am quergestreiften Muskel besteht, verhält sich dies wesentlich anders bezüglich der durch Veränderungen der kathodischen Stellen des Schliessmuskels erzeugten secundär-elektromotorischen Erscheinungen.

Dieselben sind bei dem quergestreiften Skelettmuskel ziemlich einförmig und bestehen den Beobachtungen Hering's zufolge im Wesentlichen immer nur aus einsinnigen und zwar negativen, mehr oder minder starken Nachströmen. Zwar sah Hering „bisweilen an ganz frischen Muskeln nach der ersten Reizung äusserst schwache Ausschläge des Magneten im Sinne einer positiven kathodischen Polarisation“, aber diese Wirkungen waren immer so geringfügig und traten gegenüber den anderen so sehr in den Hintergrund, dass von einer genaueren Untersuchung derselben vorerst abgesehen wurde. Gerade diese positiv kathodischen Nachströme sind es nun, welche an dem elektrisch gereizten Muschelmuskel unter Umständen so überaus deutlich hervortreten, dass man sie als eine der positiv anodischen Polarisation völlig gleichwerthige Erscheinung aufzufassen berechtigt ist, die das Interesse in um so höherem Grade auf sich zieht, als etwas Ähnliches, abgesehen von den oben erwähnten schwachen Wirkungen am Sartorius, bisher an Muskeln nicht beobachtet wurde.

Verhältnissmässig einfach gestaltet sich das Verhalten der kathodischen Polarisation wieder an möglichst erschlafften, auf Schliessungsreize eher als auf Öffnungsreize ansprechenden Muskeln. Das langsame Schwinden der Schliessungscontraction nach Öffnung des Reizstromes lässt in jedem solchen Falle von vorneherein eine mehr oder minder beträchtliche negative Nachwirkung erwarten, wenn die Ableitung zum Galvanometer von dem kathodischen Ende einerseits und andererseits von einem etwa

der Mitte des Muskels entsprechenden Punkte des Längsschnittes erfolgt.

In der That beobachtet man unter solchen Verhältnissen an der kathodischen Muskelhälfte regelmässig negative Nachströme von oft sehr bedeutender Intensität. Hier, wie überhaupt bei Untersuchung der kathodischen Polarisation, erscheint es zweckmässig, unter Umständen sogar nothwendig, zuvor das anodische Ende des Muskels in der bereits beschriebenen Weise abzutödten, da man sonst leicht Gefahr läuft, einer Täuschung durch von der Anode aus fortgepflanzte Veränderungen anheimzufallen, wie dies zum Theil schon früher erörtert wurde.

Ich gebe im Folgenden zunächst ein Beispiel für das Verhalten der kathodischen Polarisation eines stark erschlafften, einseitig verletzten und abterminal durchströmten Schliessmuskels.

7. *A. cygnea.* Muskel nach 7 Stunden untersucht. *SL* = 15 Ctm. *ML* = 4 Ctm. 3 *BE*, von denen 2 den Enden des Muskels, 1 in der Mitte angelegt wurden. Die *RE* berührten den Muskel direct an den Enden. Die Anode gequetscht und mit Carbolsäure geätzt. Die achte Reizung erfolgt nach Abtödtung des kathodischen Muskelendes.

Zahl der Elemente	*SZ*	Anodische Hälfte	Mitte *BS* = 9 Mm.	Kathodische Hälfte
8 Stöhrer	1 Sec.	—	—	—122 *sc*
8	1	—16 *sc*	—	—
8	2	—	—	—112
8	2	—	—7 *sc*	—
8	2	—22	—	—
8	2	—	—	— 86
8	2	—	—4	—
8	2	—	—	— 23
8	2	—20	—	—

8. *A. cygnea.* 7 Stunden nach der Präparation untersucht. *SL* = 14 Ctm., *ML* = 3·5 Ctm. 3 *BE* und *RE* wie im vorigen Versuche. Das rechte (zunächst anodische) Ende abgetödtet.

Elemente	*SZ*		Linke Hälfte	Mitte *BS* = 1 Ctm.	Rechte Hälfte	Bemerkungen
8 Stöhrer	2 Sec.	←	—72 *sc*	—	—	
8	2	←	—	—	—16 *sc*	
8	2 „	←	—64	—	—	
8	2	←	—	+8 *sc*	—	
8	2 „	←	—	—	—31	
8	2 „	←	—49	—	—	
8	2	←	—	+5	—	
8	2 „	→	—15+54	—	—	
8	2 „	→	—	—6	—	
8	2 „	→	—13+50	—	—	
8	2	←	—44	—	—	
8	2 „	←	—105	—	—	12 St. später nach Anfrischung des Querschnittes
8	2	←	—	—	—8 *sc*	
8	2	←	—	—10	—	
8	2	←	—94	—	—	
8	2	←	—19	—	—	nach Abtödtung des linken Muskelendes
8	2	←	—	—7	—	
8	2 „	←	—	—	—15	

Aus den vorstehenden Versuchsreihen ergibt sich unmittelbar, dass ganz ebenso, wie die anodische Polarisation durch Veränderungen der Eintrittsstellen des Stromes in den Muskel bedingt wird, der Hauptsitz der negativ kathodischen Polarisation die Austrittsstellen des Stromes sind.

Worauf die schwachen, bald positiven, bald negativen Wirkungen in der interpolaren Strecke beruhen dürften, soll weiter unten erörtert werden. Jedenfalls sind die unter den erwähnten Umständen zu beobachtenden Nachströme so ausserordentlich viel stärker, falls sich die Austrittsstellen des Reizstromes im Bussolkreise befinden, dass man kaum fehl gehen dürfte, wenn man dieselben ausschliesslich auf durch den Strom gesetzte Veränderungen der ersteren bezieht. Für die weitere Annahme, dass es sich dabei hauptsächlich um eine Folgeerscheinung der nach Öffnung des Reizstromes langsam abklingenden Schliessungs-

erregung handelt, möchte ich vor Allem den Umstand geltend machen, dass die negativ kathodische Polarisation durch Abtödtung des betreffenden Muskelendes in ganz ähnlicher Weise beeinflusst wird, wie die durch die Öffnungserregung bedingte positiv anodische Polarisation.

Dies geht zweifellos aus beiden vorstehenden Versuchsreihen hervor. Ausserdem spricht zu Gunsten der erwähnten Anschauung auch die Thatsache, dass alle jene Momente, durch welche erfahrungsgemäss die Schliessungserregung des Muschelmuskels begünstigt wird, auch die negativ kathodische Polarisation unter sonst gleichen Verhältnissen steigern. So lehrt die Erfahrung, dass Muskelpräparate von grossen Exemplaren von *A. cygnea* nach mehrstündiger Ruhe in der Regel viel stärkere Schliessungscontractionen zeigen, als unter denselben Versuchsbedingungen Präparate von *A. anatina*. In Übereinstimmung hiermit beobachtet man denn auch ersterenfalls gewöhnlich viel stärkere negative kathodische Nachströme, wie ein Vergleich der in den letzten zwei Tabellen enthaltenen Zahlenwerthe mit den früheren unmittelbar erkennen lässt. Da, wie im ersten Abschnitte der vorliegenden Arbeit gezeigt wurde, frische Präparate mit starkem Tonus für Schliessung selbst sehr starker Kettenströme im Allgemeinen nur wenig empfindlich sind, so durfte man, falls der eben angedeutete Zusammenhang zwischen den sichtbaren Folgen der Schliessungserregung und der negativ kathodischen Polarisation wirklich besteht, erwarten, dass unter vergleichbaren Versuchsbedingungen die negativ kathodischen Nachströme an frischen Muskelpräparaten wesentlich schwächer sein würden als an älteren, mehr erschlafften Präparaten. Dies ist denn auch thatsächlich der Fall, allein die Folgeerscheinungen der elektrischen Reizung werden dort wesentlich complicirt durch das starke Überwiegen der positiv kathodischen Polarisation, auf deren Besprechung ich jetzt noch einzugehen habe.

Spuren positiv kathodischer Polarisation werden zwar auch an älteren, bereits stark erschlafften Schliessmuskelpräparaten nur in der Minderzahl der Fälle ganz vermisst, indessen tritt diese Erscheinung mit voller Deutlichkeit immer nur an frischeren Präparaten hervor.

Am Übersichtlichsten gestalten sich die Verhältnisse meinen Erfahrungen zufolge etwa $^1/_2$—1 Stunde nach Herstellung des Präparates und scheinen sich insbesondere kleinere und mittelgrosse Exemplare von *A. anatina* hierzu zu eignen. Um Irrthümern vorzubeugen, ist es unbedingt nothwendig, vor Beginn der Reizversuche jedesmal das anodische Muskelende in der bereits bekannten Weise abzutödten und so den Einfluss der Öffnungserregung auszuschliessen.

Legt man hierauf, den beiden Enden und der Mitte des Muskels entsprechend, drei Bussolelektroden an (wobei darauf zu achten ist, dass die Mittelelektrode etwas über die Mitte hinüber nach dem Kathodenende hingerückt wird, da in Folge der Abtödtung der erregbare Theil des Muskels verkleinert wurde) und beginnt man die Reizung mit den schwächsten, eben nur wirksamen Strömen, so beobachtet man beiderseits, in der anodischen wie kathodischen Hälfte, nur schwache negative Nachströme. Bald treten jedoch bei Steigerung der Stromesintensität und nicht zu kurzer Schliessungsdauer an der Kathodenseite doppelsinnige Wirkungen auf und zwar zunächst Ausschläge im Sinne eines positiven Nachstromes mit negativem Vorschlage, während auf Seite der Anode stets nur mehr oder minder beträchtliche negative Nachströme beobachtet werden. Bedient man sich von vorneherein stärkerer Ströme zur Reizung, was mit Rücksicht auf die leichte Ermüdbarkeit des Schliessmuskels im Allgemeinen vorzuziehen ist, so ist die positiv kathodische Polarisation in der Regel viel stärker als die negative oder tritt sogar allein auf, so dass man also bei Ableitung von der Kathodenhälfte nur einsinnig positive, von der Anodenhälfte nur einsinnig negative Nachströme erhält, ein Resultat, das um so bemerkenswerther ist, als, wie früher gezeigt wurde, ältere, stark erschlaffte Muskel sich (im unversehrten Zustande) oft gerade entgegengesetzt verhalten, indem in Folge der Öffnungserregung an der Anodenseite positive, auf Seite der Kathode aber negative Nachströme auftreten. Ich gebe im Folgenden zunächst einige Beispiele für das geschilderte Verhalten:

9. *A. anatina.* Muskel $^1/_2$ Stunde nach der Präparation untersucht. *SL* = 11 Ctm., *ML* = 3 Ctm., 3 *BE.* Die *RE* berühren direct die Muskelenden, deren eines (das anodische) abgetödtet.

Elemente	*SZ*	Kathodische Hälfte	Anodische Hälfte
8 Stöhrer	2 Sec.	—15+92 *sc*	—
8	2	—	—173
8	2	—32+46	—
8	2	—	—168

10. *A. anatina.* $^{1}/_{2}$ Stunde nach der Präparation untersucht. *SL* = 12 Ctm., *ML* = 3·5 Ctm.; *BE* und *RE* wie im vorigen Versuche, das rechte Muskelende abgetödtet.

Elemente	*SZ*		Linke Hälfte	Rechte Hälfte	Anmerkung
10 Stöhrer	2 Sec.	→	— 2+152 *sc*	—	
10	2 „	←	— 1+109	—	
10	2 „	←	—	—42 *sc*	
8	2	←	—20+ 42	—	Die letzten drei Reizungen nach viertelstündiger Ruhe des Präparates
8	2 „	←	—	—61	
8	2 „	←	—21+ 26	—	
8	2	→	— 5+ 67	—	
8	2 „	←	—10+ 52	—	
8	2	←	—	—24	

11. *A. anatina.* Nach $^{3}/_{4}$ Stunden untersucht. *SL* = 11 Ctm., *ML* = 3 Ctm. Übrige Versuchsanordnung wie bei 10.

Elemente	*SZ*		Linke Hälfte	Mitte *BS*=9 Mm.	Rechte Hälfte	Bemerkungen
6 Stöhrer	1 Sec.	←	zögert +14 *sc*	—	—	
6	1	←	—	—	—21 *sc*	
8	2	←	— 3+72	—	—	
8	2	←	—	—	—43	
8	2	←	—	—8 *sc*	—	Bei dem siebenten und den folgenden Reizversuchen lagen die *RE* der Aussenfläche der Schalen an
8	2	←	— 7+58	—	—	
10	2	←	—10+35	—	—	
10	2	←	—	—	—39	
10	2	←	—	—5	—	
10	2	←	—11+46	—	—	
10	2	←	—	—	—50	
10	2	→	—	—	— 4+97	
10	2	→	—10+72	—	—	
10	2	←	—	—	—63	
10	2 „	→	—	—	—15+35	

Wie man sieht, stehen die positiv kathodischen Nachströme den unter gleichartigen Versuchsbedingungen zu beobachtenden positiv anodischen hinsichtlich ihrer Stärke durchaus nicht nach, dabei zeichnen sie sich wie diese durch ihre grosse Beständigkeit aus. Denn in der Regel vergehen mehrere Minuten, ehe die Wirkung der Reizung gänzlich abgeklungen ist und in der Mehrzahl der Fälle überzeugt man sich, dass die positiv kathodische Polarisation überhaupt die dauerhafteste Nachwirkung des Stromes darstellt und in dieser Beziehung selbst die positiv anodische Polarisation noch wesentlich übertrifft. Nur wenn die entsprechende Ablenkung sehr beträchtlich ist und vielleicht mehr als 100 Scalentheile beträgt, beobachtet man unmittelbar nach Öffnung des Reizkreises ein rascheres Zurückgehen des Scalenbildes, später erfolgt dies immer mit äusserster Langsamkeit. In ähnlicher Weise wie die positiv anodische Polarisation zeigt sich auch die positiv kathodische abhängig von der Stärke und Dauer des Reizstromes, derart, dass sie im Allgemeinen mit beiden zunimmt. Auch besteht zwischen den antagonistischen Polarisationserscheinungen an der Kathode ein ganz ähnliches Wechsel-

verhältniss wie zwischen jenen an der Anode, indem der negative Nachstrom um so mehr in den Hintergrund tritt, je stärker der positive ist und umgekehrt. In der Regel ist es nicht schwer, in einem gegebenen Falle eine Stromstärke und Schliessungsdauer ausfindig zu machen, wo man auf Seite der Kathode nur einsinnige, positive Wirkungen beobachtet. Aber auch dann treten bei wiederholter Reizung mit gleichgerichtetem Strome sehr bald doppelsinnige Ausschläge auf, indem der positive Nachstrom immer schwächer wird, während gleichzeitig die negative Polarisation zunimmt. Unter Umständen (wie zum Beispiel in der Versuchsreihe 11) verräth sich die letztere nur dadurch, dass die durch den positiv kathodischen Nachstrom bedingte Ablenkung erst einige Zeit nach Öffnung des Reizstromes beginnt, ohne dass es vorher zur Entwicklung eines negativen Vorschlages kommt. Bedient man sich zu diesen Versuchen ganz frisch angefertigter Schliessmuskelpräparate mit sehr ausgeprägtem Tonus, so beobachtet man bei Reizung mit genügend starken Strömen nach nicht zu kurzer Schliessungsdauer zwar starke und meist einsinnige positive Ausschläge, wenn von der Kathodenhälfte des Muskels abgeleitet wird, allein dies ist in der Regel nur bei dem ersten Reizversuche der Fall, die folgenden bewirken fast immer nur eine mehr oder minder starke negative Polarisation. Ich habe aus diesem Grunde die Präparate in der Regel erst $^1/_2$—1 Stunde nach der Herstellung benützt, wo dann auch bei oft wiederholter Reizung, wenn auch in abnehmender Stärke, positive oder doppelsinnige Wirkungen auf Seite der Kathode beobachtet werden.

So sehr nun auch, wie die vorstehenden Bemerkungen zeigen, die positiv kathodische Polarisation nicht nur hinsichtlich ihrer Erscheinungsweise, sondern auch bezüglich der Bedingungen ihres Auftretens mit der positiv anodischen Polarisation übereinstimmt, so kann sie doch ebensowenig wie diese letztere auf eine „innere, positive Polarisation“ im Sinne du Bois-Reymond’s bezogen werden, sondern stellt hier wie dort eine rein polare Wirkung des Stromes dar. Das geht unzweifelhaft schon aus dem Umstande hervor, dass es unter den oben bezeichneten Bedingungen möglich ist, gegensinnige Nachströme von der Kathoden- und Anodenhälfte des elektrisch gereizten Muschelmuskels abzuleiten. „Höchstens könnte

man, wie Hering[1] auseinandersetzt, daran denken, dass die eine Halbstrecke innere positive, die andere innere negative Polarisation erfahre oder dass beide positiv und negativ zugleich polarisirt wurden, aber so, dass die positive Polarisation in der einen (hier der kathodischen) Hälfte der interpolaren Strecke überwiegt. Dem widerspricht jedoch hier ebenso wie beim Sartorius einerseits die Thatsache, dass in Folge der vorhergehenden Abtödtung des anodischen Muskelendes die positive Polarisation der entsprechenden Hälfte aufgehoben wurde und anderseits der Umstand, dass bei Ableitung von zwei Punkten der interpolaren Strecke (wie in der Versuchstabelle 11) nur sehr geringe Ausschläge im Sinne eines negativen (unter Umständen auch positiven) Nachstromes beobachtet werden.

Der schlagendste Beweis für die polare Entstehung der positiv kathodischen Polarisation wäre es gewesen, wenn sich hätte zeigen lassen, dass die Möglichkeit ihrer Entstehung an die Unversehrtheit des betreffenden Muskelendes geknüpft erscheint, wie das hinsichtlich der positiv anodischen Polarisation thatsächlich der Fall ist. Indessen gelingt es bemerkenswerther Weise nicht, die Entwicklung des positiv kathodischen Nachstromes durch Abtödtung des entsprechenden Muskelendes hintanzuhalten, ja unter Umständen beobachtet man dann sogar eine nicht unwesentliche Verstärkung desselben.

Die folgenden Beispiele mögen zur Erläuterung des eben Mitgetheilten dienen. {vergl. auch Tabelle 11.}

12. *A. anatina.* Muskel $1/2$ Stunde nach der Präparation untersucht. *SL* = 10 Ctm., *ML* = 3 Ctm., ***BE*** und ***RE*** wie bei 10; das anodische Muskelende abgetödtet.

Elemente	*SZ*	Kathoden-Hälfte	Mitte *BS* = 8 Mm.	Anoden-Hälfte	Bemerkungen
8 Stöhrer	2 Sec.	—11+73 *sc*	—	—	
8	2	—	—	—92 *sc*	
8	2	—18+66	—	—	
8	2	—	—6 *sc*	—	
8	2	— 4+75	—	—	nach Abtödtung des Kathodenendes
8	2	—	—	—84	
8	2 „	—12+45	—	—	
8 „	2	—	—8	—	

[1] Diese Beiträge XIII. p. 19. W. S. B. LXXXVIII. III. Abth. Nov.-Heft.

13. *A. anatina.* Wie in der vorigen Versuchsreihe 10.

Elemente	*SZ*		Linke Hälfte	Rechte Hälfte	Bemerkungen
6 Stöhrer	2 Sec.	←	— 4+44 *sc*	—	
6	2	←	—	—11 *sc*	
8	2	←	—10+52	—	
8	2	←	—	—54	
8	2	←	—19+25	—	
8	2	→	—30+43	—	
8	2	←	—2+104	—	nach Abtödtung des linken (kathod.) Muskelendes
8	2	←	—	—71	
8	2	←	—	—64	

Von den beiden vorstehenden Versuchsreihen ist besonders die letztere von Interesse, da sie zeigt, dass die positiv kathodische Polarisation nach Abtödtung des betreffenden Muskelendes noch einen viel grösseren Werth zu erreichen vermag, als vorher die positiv anodische Polarisation unter genau denselben Versuchsbedingungen an derselben Stelle des Muskels besass.

Besonders deutlich tritt übrigens hier der Unterschied in dem Verhalten der positiv anodischen und positiv kathodischen Polarisation nach Abtödtung des einen Muskelendes bei Vergleichung der Ergebnisse des fünften, sechsten, siebenten und neunten Reizversuches hervor. Während die erstere durch diesen Eingriff in aussergewöhnlichem Masse verstärkt wurde, ist das Zustandekommen der letzteren gänzlich gehindert. Mit Rücksicht auf den weiteren Umstand, dass, wie Tabelle 12 zeigt, in der interpolaren Strecke gleichzeitig nur schwache Spuren negativer Polarisation nachgewiesen werden konnten, wird man an der polaren Entstehung der positiv kathodischen Polarisation nicht zweifeln können. Sehr instructiv in letzterer Beziehung sind auch die nicht allzu selten vorkommenden Fälle, wo im Verlaufe einer Versuchsreihe, nach mehrmals wiederholter Reizung eines einseitig abgetödteten Muskels bei Ableitung von der unversehrten Halbstrecke Öffnungserregung und daher auch positiv anodische Polarisation auftritt, sobald der Strom an dem unversehrten Muskel-

ende eintritt, während im anderen Falle die anfangs vorhandene positiv kathodische Polarisation später ausbleibt.

14. *A. anatina.* Muskel eine Stunde nach der Präparation untersucht. *SL* = 11 Ctm., *ML* = 3·5 Ctm. Anordnung der *RE* und *BE* wie im vorigen Versuch. Zwischen fünftem und sechstem Reizversuche Pause von 5 Min. Das rechte (zunächst anodische) Muskelende abgetödtet.

Elemente	*SZ*		Linke Hälfte	Rechte Hälfte
8 Stöhrer	2 Sec.	←	—22+83 *sc*	—
8	2	←	—	—34 *sc*
8	2	←	—30+28	—
8	2	←	—	—55
8	2	←	—47	—
8	2	→	—39+73	—
8	2	←	—53	—
8	2	→	—50+38	—
8	2	←	—	—98
8	2	→	—	—73

15. *A. anatina.* Muskel nach $^3/_4$ Stunden untersucht und einseitig (rechts) abgetödtet. Sonst Alles wie im vorigen Versuche. Zwischen dem zweiten und dritten Reizversuche 5 Min., zwischen dem vierten und fünften 10 Min. Pause.

Elemente	*SZ*		Linke Hälfte	Rechte Hälfte
8 Stöhrer	2 Sec.	←	—25+102 *sc*	—
8	2	←	—	—82 *sc*
8	2	←	—	—104
8	2 „	←	—30+ 46	—
8	2 „	→	—	—40+42
8	2	←	—	—140
8	2	→	—55+132	—
8	2	←	— 45	—
8	2	→	—40+128	—
8	2	←	—53	—

Versuche wie die vorstehenden lassen, wie mir scheint, keinen Zweifel darüber aufkommen, dass die positive Polarisation an der Kathode und Anode zwei verschiedenen und von einander gänzlich unabhängigen, durch den Reizstrom bewirkten Veränderungen der Muskelsubstanz ihre Entstehung verdanken. Dass ausserdem beide Erscheinungen hauptsächlich „polaren" Ursprungs sind, dürfte nach dem bisher mitgetheilten ebensowenig zu bezweifeln sein.

Es kann sich jetzt nur noch um die Entscheidung der Frage handeln, ob die dem positiv kathodischen Nachstrom zu Grunde liegenden Veränderungen des Muskels sich von den Austrittsstellen des Stromes her in ähnlicher Weise in die interpolare Strecke hinein fortzupflanzen vermögen, wie dies unzweifelhaft hinsichtlich der den positiv anodischen Nachstrom bedingenden Öffnungsdauercontraction gilt. Die Methode der einseitigen Abtödtung des Muskels, welche letzterenfalls die Frage so leicht und sicher zu beantworten gestattet, lässt dort im Stich und es bleibt daher nur ein indirecter Weg übrig.

Ich habe bereits oben angedeutet, dass Spuren positiv kathodischer Polarisation auch an älteren Muskelpräparaten, deren Empfindlichkeit für Schliessungsreize bekanntlich viel bedeutender ist, als die frischerer Präparate, nur selten ganz vermisst werden, und ich kann hinzufügen, dass sie in einem etwas früheren Stadium niemals fehlen und bisweilen sehr beträchtlich sind. Allein es tritt dann der sehr bemerkenswerthe Umstand ein, dass man (auch nach vorhergehender Abtödtung des anodischen Muskelendes) bei Ableitung von zwei Punkten der interpolaren Strecke sehr oft einen wesentlich stärkeren Ausschlag im Sinne eines positiven Nachstromes beobachtet, als in dem Falle, wo sich auch die Austrittsstellen des Reizstromes im Bussolkreise befinden.

Auch ist dann die Ablenkung sehr häufig einsinnig (positiv), während sie am kathodischen Muskelende doppelsinnig (positiv mit stärkerem negativen Vorschlag) ist. Ja es kann dann geschehen, dass man, wie zum Beispiel andeutungsweise in der oben mitgetheilten Versuchsreihe Nr. 8 sowohl vom kathodischen, wie auch von dem abgetödteten anodischen Muskelende negative Nachströme erhält, während in der Continuität des Muskels positive

Polarisation beobachtet wird. Dieses auf den ersten Blick auffallende Verhalten erklärt sich in ganz befriedigender Weise, wenn man Folgendes berücksichtigt. Es wurde gezeigt, dass bei frischeren Präparaten im Allgemeinen die positiv kathodische Polarisation die negative an Stärke übertrifft, während umgekehrt die letztere in den Vordergrund tritt, wenn man sich älterer Präparate zu dem Versuche bedient. Dies geht so weit, dass man ersterenfalls bisweilen bei Ableitung von der Kathodenhälfte des Muskels einsinnig positive, letzterenfalls einsinnig negative Ausschläge beobachtet. In einem mittleren Stadium bilden dagegen doppelsinnige Wirkungen die Regel und zwar fällt der positive Nachstrom um so beträchtlicher aus, je schwächer der negative Vorschlag ist und je rascher derselbe abklingt.

Da nun, wie oben gezeigt wurde, die Schliessungserregung des Muschelmuskels in der Regel nicht sofort nach Öffnung des Reizstromes schwindet, sondern nur ganz allmälig nachlässt und in nächster Nähe der Kathode voraussichtlich am längsten bestehen bleibt, so ist leicht ersichtlich, dass der Negativität daselbst auch nur spät — wenn überhaupt — die Positivität derselben Faserstellen folgen wird. Da nun ausserdem die Eigenthümlichkeit der Muskelsubstanz unter dem Einflusse der Kathode positiv zu werden um so weniger ausgeprägt erscheint, je älter das Präparat ist, je mehr es daher auch zur Schliessungserregung neigt, so ist begreiflich, dass bei Ableitung vom Kathodenende des Muskels einerseits und einem davon nicht zu weit entfernten Punkte der Continuität andererseits, nach Öffnung eines stärkeren Stromes unter Umständen nur negative, aber keine positive Polarisation beobachtet wird, während dies allerdings noch der Fall sein kann, wenn beide Ableitungsstellen innerhalb der interpolaren Strecke sich befinden. Denn diesfalls wird sich (bei genügender Stärke des Reizstromes) der dem Kathodenende näher gelegene Punkt nach Öffnung des Reizkreises entweder noch schwach negativ verhalten in Folge der sich allmälig zurückziehenden Schliessungsdauercontraction, wodurch dann ein schwacher negativer Nachstrom bedingt wird, dem günstigen Falls ein positiver folgt oder es treten sofort einsinnig positive Wirkungen hervor, wenn zur Zeit der Schliessung des Bussolkreises die positive Reaction der Muskelsubstanz in der der

Kathode zugewendeten Ableitungsstelle bereits das Übergewicht erlangt hat.

Der Umstand, dass die antagonistischen Veränderungen, deren die Muskelsubstanz unter dem Einflusse der Kathode fähig ist, an verschiedenen Stellen in einer zeitlich verschiedenen Weise nach Öffnung des Reizstromes abklingen, bedingt es, dass selbst im Gefolge eines starken negativen Nachstromes bisweilen noch sehr beträchtliche, positive Ausschläge beobachtet werden. Denn die den letzteren zu Grunde liegenden Veränderungen sind, wie schon oben bemerkt wurde, in der Regel äusserst nachhaltig.

So erklärt es sich auch, dass man nicht selten bei Ableitung von der kathodischen Halbstrecke eines älteren Muskelpräparates nach der anfangs rasch, später langsam erfolgenden Rückbildung der negativen Polarisation noch eine ganz allmälig zunehmende Ablenkung im Sinne eines positiven Nachstromes beobachtet. Ebenso erklärt sich aus den erörterten Wechselbeziehungen beider Polarisationen an der Kathode, dass durch Abtödtung des betreffenden Muskelendes der positive Nachstrom auf Kosten des negativen oft so bedeutend gesteigert wird.

Zum Schlusse möchte ich nur noch mit einigen Worten auf die bereits mehrfach erwähnten, schwachen Polarisationserscheinungen der interpolaren Strecke zurückkommen, deren Deutung, ohne dass man etwa zur Annahme einer „inneren Polarisation" der contractilen Substanz seine Zuflucht nehmen müsste, keinerlei Schwierigkeiten bietet. Vor Allem ist klar, dass, sobald sich die Schliessungs- oder Öffnungsdauercontraction über einen grösseren Abschnitt der interpolaren Strecke ausbreitet, dieser Umstand gerade, wie bei dem quergestreiften Muskel unter gleichen Verhältnissen, zur Entstehung von mehr oder minder erheblichen Spannungsdifferenzen zwischen Punkten der Continuität des Muskels führen muss, die hier um so mehr ins Gewicht fallen, da die Rückbildung aller Erregungserscheinungen bei dem glatten Muskel sehr viel träger erfolgt, als bei dem quergestreiften. Es wurde bereits oben darauf hingewiesen, eine wie bedeutende Rolle unter Umständen die Öffnungsdauercontraction für die Polarisationserscheinungen der interpolaren Strecke und sogar des Kathodenendes zu spielen vermag, und es ist leicht ersichtlich, dass in anderen Fällen der Schliessungsdauercontraction eine nicht

minder geringe Bedeutung in dieser Beziehung zuzuschreiben sein wird.

Dass unter solchen Verhältnissen die Polarisationserscheinungen innerhalb der durchflossenen Muskelstrecke insbesondere bei Anwendung starker Reizströme bisweilen in einer kaum zu übersehenden Weise complicirt sein können und müssen, braucht nach den vorstehenden Erörterungen wohl kaum besonders hervorgehoben zu werden.

Dies ist um so beachtenswerther, als man in der Regel ziemlich starker Ströme bedarf, um überhaupt positive Polarisation, sei es an der Anode, sei es an der Kathode zu erzielen. Ich will nicht unerwähnt lassen, dass die gewöhnlich benützte, directe seitliche Anlagerung der Reizelektroden gewisse Fehlerquellen bedingt, von deren Erörterung ich jedoch an dieser Stelle um so eher absehen kann, als dieselben in ausführlicher Weise von Prof. Hering besprochen wurden.[1] Ich möchte nur noch darauf hinweisen, dass auch der Verlauf der einzelnen Faserzüge des Muschelmuskels nicht immer ein ganz regelmässig paraleller ist.

Besonders bei sehr grossen Exemplaren von *A. cygnea* wie auch bei *A. anatina* findet man vielfach einen mehr netzartigen Bau des Muskels. Die durch Bindegewebslagen von einander deutlich gesonderten Faserbündel durchkreuzen sich dann oft in der mannigfaltigsten Weise, so dass durch das vorbereitende Zuschneiden des Muskels begreiflicher Weise ein von dem idealen Bau sehr weit entferntes Präparat erhalten wird, nach dessen Durchströmung starke Polarisation der interpolaren Strecke von vorneherein erwartet werden musste.

Berücksichtigt man Alles dieses, so möchte es scheinen, dass selbst sehr viel stärkere Nachströme innerhalb der interpolaren Strecke, als man in der Regel thatsächlich beobachtet, im vorliegenden Falle noch immer nicht zu der Annahme einer inneren Polarisation nöthigen würden, auch wenn man von den oben angeführten und, wie ich glaube, zwingenden Beweisen gegen eine solche gänzlich absieht.

---

1 Diese Beiträge. XIII. W. S. B. LXXXVIII. III. Abth. Nov.-Heft. 1883.

Man darf füglich die Frage aufwerfen, ob nicht auf dem Gebiete der bekannten Erregungserscheinungen irgendwelche Analogien mit den eben geschilderten Polarisationserscheinungen des Muschelmuskels bestehen. Denn da über den innigen Zusammenhang des negativ kathodischen und positiv anodischen Nachstromes mit der Schliessungs- und Öffnungserregung wohl kein Zweifel bestehen kann, so liegt es nahe, daran zu denken, ob nicht auch die dem positiv kathodischen und negativ anodischen Nachstrom zu Grunde liegenden Veränderungen der Muskelsubstanz unter Umständen zum sichtbaren Ausdruck gelangen.

Obschon es mir nun leider nicht gelungen ist, irgendwelche sichere Beweise für das Vorhandensein polarer Erschlaffungserscheinungen an dem tonisch contrahirten Muschelmuskel zu erbringen, so dürfte es vielleicht doch gestattet sein, an dieser Stelle auf die auffallenden Analogien hinzuweisen, welche zwischen den sichtbaren Folgen der elektrischen Reizung des tonisch contrahirten Herzmuskels der Schnecke (und auch des Frosches) und den secundär-elektromotorischen Erscheinungen am Muschelmuskel bestehen. Da, wie ich mich überzeugt habe, jede durch mechanische Reizung oder thermische Einwirkung erschlaffte Stelle des tonisch contrahirten Schneckenherzens sich positiv verhält zu jeder anderen, noch in Contraction begriffenen, so dürfte anzunehmen sein, dass das galvanische Verhalten des elektrisch gereizten Herzmuskels sich im Allgemeinen ähnlich dem des Muschelmuskels unter gleichen Umständen gestalten würde. Die Schwierigkeiten der Untersuchung sind allerdings im ersteren Falle in Folge der Kleinheit des Objectes viel bedeutendere, so dass ich bisher von einer genaueren Untersuchung dieser Verhältnisse Abstand nahm. Indessen hoffe ich, später noch auf diesen Gegenstand zurückzukommen.

Erläuterung zu den Tafeln.

Die Zeitmarken entsprechen Secunden; die durch eine Horizontale verbundenen senkrechten Striche der oberen Linie zeigen an, wie lange der zur Reizung benützte Kettenstrom den in der Regel mit 10—20 Grm. belasteten Muskel durchfloss. Bei den meisten Figuren sind der Raumersparniss wegen die Contractionscurven derart verkürzt dargestellt, dass der der Wiederverlängerung des Muskels entsprechende absteigende Theil entweder ganz weggelassen wurde oder nur theilweise reproducirt erscheint.

Tafel I.

Sämmtliche Curven sind mittelst des einfachen, auf Seite 34 des Textes beschriebenen Versuchsverfahrens gewonnen und stammen von grossen und mittelgrossen Exemplaren von *Anadonta cygnea*. Die betreffenden Versuche wurden während der Monate Mai und Juni angestellt.

Fig. 1. Serie von 5 Reizversuchen (8 Stöhrer'sche Elemente, 20 Grm. Belastung) an demselben Muskel; *a)* unmittelbar nach der Präparation; Schliessung kaum wirksam; starke Öffnungserregung; *b)* $1/2$ Stunde später; *c)* nach 4 Stunden; Öffnungserregung nicht merklich, starke Schliessungscontraction; *d)* nach vorgängiger Erwärmung auf 28° C. und darauffolgender Abkühlung mit Eiswasser; Wiedererscheinen der Öffnungscontraction bei gleichzeitiger Abnahme der Schliessungserregbarkeit; *e)* nach Verstärkung des Tonus durch mechanische Erschütterung der Schalen.

2. *a)* unmittelbar nach der Präparation (8 Stöhrer'sche El. 20 Grm. Belastung); *b)* 4 Stunden später (gleiche Reizung wie bei *a)*).

3. Unvollkommener Tetanus durch sehr langsam aufeinanderfolgende Schliessungsreize. (8 Stöhrer. 20 Grm. Belastung.)

4. Serie von 4 Curven von demselben Muskel bei gleicher Reizung zu verschiedenen Zeiten nach Herstellung des Präparates gewonnen (8 Stöhrer. 20 Grm. Belastung); *a)* 10 Min. nach der Präparation, *b)* $1/2$ Stunde später; *c)* 1 Stunde später; *d)* 2 Stunden später.

5. Öffnungscontraction nach rhythmischer Reizung mit einem starken Kettenstrom (10 Daniell'sche Elemente). Während der Reizung unvollkommener Tetanus; bei 0 Schluss der Reizung.

6. Gänzlich erschlaffter Muskel. 16 Stunden nach der Präparation mit inducirten Wechselströmen tetanisirt. Der Rollenabstand betrug bei *a)* 4 Ctm., bei *b)* 3 Ctm., bei *c)* 2 Ctm. und bei *d)* 1 Ctm.

Fig. Allmälige Zunahme der Schliessungserregbarkeit bei fortschreitender Erschlaffung des Muskels. Als Stromquelle dienten jedesmal 8 Stöhrer'sche Elemente, der Muskel war mit 20 Grm. belastet. *a)* 10 Min. nach der Präparation; *b)* $^1/_2$ Stunde später; *c)* $^1/_2$ St. später; *d)* 1 Stunde später; *e)* 5 Stunden später. Die Schliessungscontraction nimmt bei jeder folgenden Reizung auf Kosten der Öffnungscontraction zu und tritt bei *e)* allein auf.

8. Schliessungsdauercontraction bei Einschleichen des Stromes durch allmäliges, während 25 Sec. fortgesetztes Verschieben des Rheochordschlittens. (16 Stöhrer $RW = 100$). Beginn des Versuches 15 Stunden nach Herstellung des Präparates.

9. 2 Öffnungszuckungen nach 1 Minute dauernder Schliessung des Stromes von 16 Stöhrer'schen Elementen. Rasche Wiederverlängerung des Muskels bei Schliessung des Stromes (bei *s*).

10. Reizung eines für Schliessungsreize höchst empfindlichen Präparates (12 Stunden nach Herstellung desselben) mit einzelnen Inductionsströmen. Der Rollenabstand betrug bei *a)* 4 Ctm.
b) 3
c) 2
„ *d)* 1 „

O bezeichnet den Moment der Auslösung des Öffnungsschlages, *S* den Augenblick der Schliessung des Kreises der primären Spirale, in welchem sich 1 Daniell'sches Element befand.

Tafel II.

Fig. 1. Muskel von *A. cygnea* 5 Stunden nach der Präparation untersucht. (10 Stöhrer'sche Elemente). Einfluss der einseitigen Verletzung des Muskels auf den Erfolg der Reizung. Während vorher beide Stromesrichtungen annähernd gleich wirkten (*a* und *b*), zeigt sich nach Abtödtung des einen Muskelendes die Schliessung des atterminalen (zu dem verletzten Ende hingerichteten) Stromes kaum wirksam (*s*), während die Schliessung des abterminalen *c*, sowie auch die Öffnung des atterminalen (*o*) Stromes nach wie vor erregend wirkt.

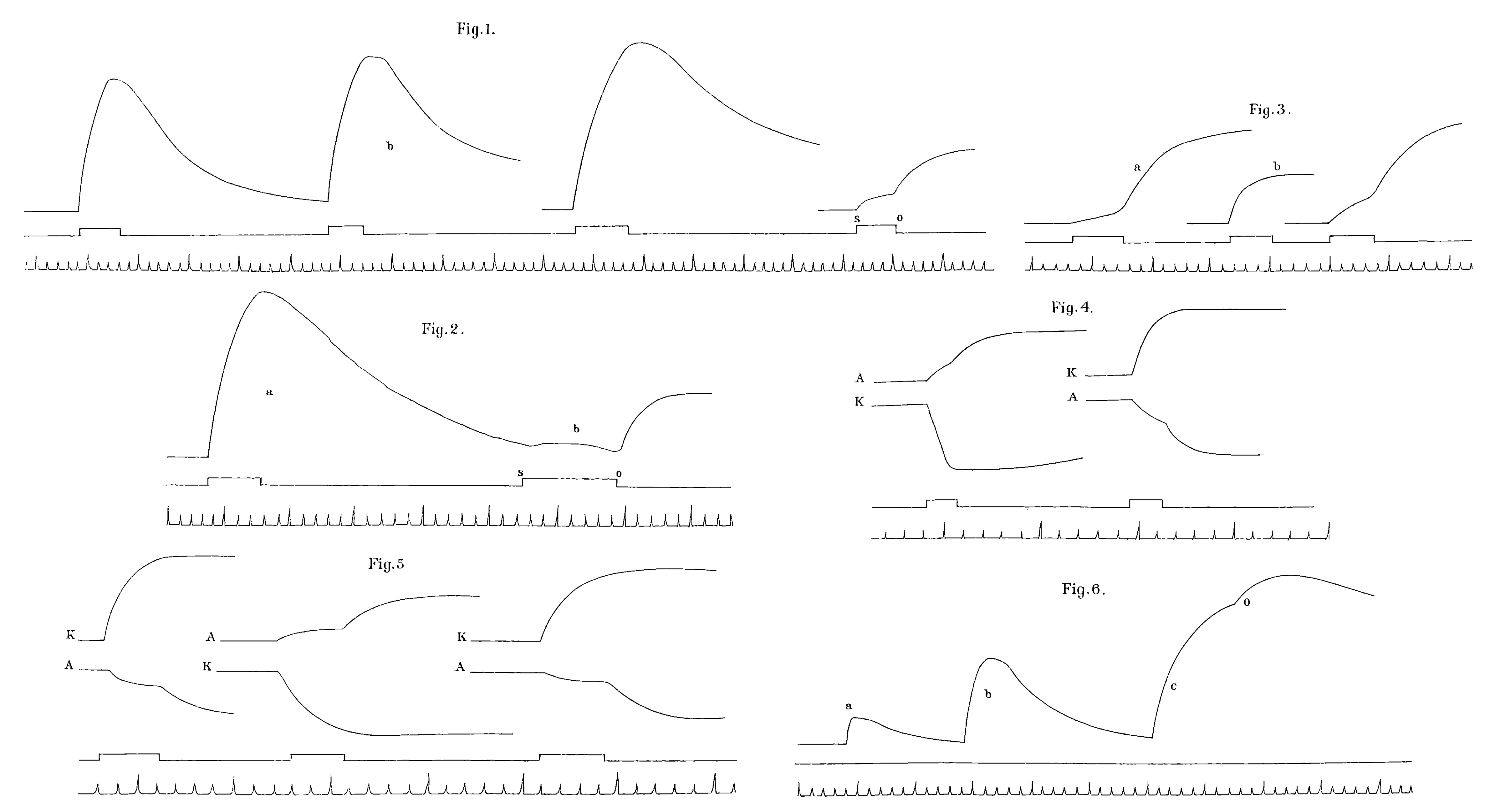
2. Wie im vorigen Versuche: *a)* Erfolg der Schliessung des abterminal gerichteten Stromes; *b)* und *c)* Erfolg der Schliessung und Öffnung des atterminal gerichteten Stromes.

3. Wiederherstellung der Öffnungserregbarkeit durch Steigerung des tonischen Contractionszustandes. Alle drei Curven sind bei gleicher Reizung (8 Stöhrer, 20 Grm. Belastung) gewonnen *a)* unmittelbar nach der Präparation; *b)* nach 10 Min. dauernder Erwärmung auf 28° C.; *c)* nach Abkühlung mittelst Eiswasser.

4 und 5. Doppelcurven nach Fixirung der Muskelmitte mittelst der im Texte Seite 55 beschriebenen Apparates gewonnen. Die mit *K*

und *A* bezeichneten Curvenabschnitte entsprechen je der kathodischen und anodischen Muskelhälfte. Sämmtliche Doppelcurven sind durch Schliessungs- und Öffnungsreize bei gleicher Stromstärke (12 Stöhrer) gewonnen worden. Der wechselnden Stromesrichtung entsprechend ist die Schliessungsdauercontraction bald an der einen, bald an der anderen Muskelhälfte besonders ausgeprägt. Die Öffnungsdauercontraction ist stets nur an der anodischen Hälfte sichtbar.

Fig. 6. Muskel von *A. cygnea* 5 Stunden nach Herstellung des Präparates untersucht. Einfluss der Schliessungsdauer auf die Contractionsgrösse: *a) SD* (Schliessungsdauer) = 1/4 Sec.; *b)* = 3/4 Sec. *c) SD* = 1 1/2 Sec. (10 Stöhrer'sche Elemente).


Fig. 1.
b
s
o
Fig. 3.
a
b
Fig. 2.
a
b
s
o
Fig. 4.
A
K
K
A
Fig. 5
K
A
A
K
K
A
Fig. 6.
a
b
c
o